

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE GEOLOGÍA

**RECONSTRUCCIÓN PALEOFLORÍSTICA DE LA FORMACIÓN CUAYUCA
CON BASE EN ANÁLISIS PALINOESTRATIGRÁFICO
E IMPLICACIONES PALEOGEOGRÁFICAS**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

M. en C. ELIA RAMÍREZ ARRIAGA

DIRECTOR DE TESIS: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ HERNÁNDEZ



MÉXICO, D.F.

AGOSTO

2005

m346553

1x



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: H. en C. Elia Ramírez Arriaga

FECHA: 31/08/2005

FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 31 de enero del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna **RAMÍREZ ARRIAGA ELIA** con número de cuenta **80291372** y número de expediente **102899**, con la tesis titulada: **"Reconstrucción paleoflorística de la Formación Cuayuca con base en análisis palinoestratigráfico e implicaciones paleogeográficas"**, bajo la dirección del Dr. Enrique Martínez Hernández.

Presidente:	Dr. Reinhard Weber Gobel
Vocal:	Dr. Alfonso Valiente Banuet
Vocal:	Dr. Zoltán de Cserna Gombos
Vocal:	Dra. Helga Ochoterena Booth
Secretario:	Dr. Enrique Martínez Hernández
Suplente:	Dra. Mercedes Isolda Luna Vega
Suplente:	Dra. Hilda Flores Olvera

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 21 de junio del 2005.

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

A mi familia quien me fortalece con su paz, armonía y amor: a mis cariñosos y sinceros hijos, Melissa Martínez Ramírez y Enrique Martínez Ramírez, por sus enormes cualidades, y por ser mi motivación. A mi esposo Enrique Martínez por su gran apoyo, en todos los sentidos

A mi universidad: UNAM "Por mi raza hablará el espíritu"

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer el apoyo y confianza de muchas personas, entusiastamente positivas, que me dieron la oportunidad de incursionar, una vez más, dentro del fascinante universo de la Palinología y la Geología.

Profundo reconocimiento merecen los doctores que han dirigido mi trabajo de investigación y que formaron parte de mi comité tutorial: Dra. Ma. Hilda Flores Olvera, Dr. Enrique Martínez Hernández y Dra. Helga Ochotorena Booth; gracias por su tiempo, por compartir conmigo sus experiencias y proponer valiables recomendaciones, pero sobre todo por sus amables atenciones y charlas que me han servido de guía en este camino paleopalínológico.

Asimismo, quiero dar las gracias a los doctores que revisaron este trabajo de tesis, al Dr. Reinhard Weber, Dr. Alfonso Valiente y Dr. Zoltán de Cserna, quienes hicieron atinadas observaciones y motivantes comentarios.

A mi maestro, crítico, amigo, consejero y compañero, Dr. Enrique Martínez, gracias por acompañarme en el trabajo de campo, por tu tiempo y gran apoyo.

A la Dra. Mercedes Prámparo de la Unidad de Paleopalínología del IANIGLA-CRICYT, en Mendoza, Argentina, por ser una persona importante en mi proceso de formación, gracias por creer en mi, por haberme dado la oportunidad de trabajar contigo, lo cual no solo enriqueció esta investigación, sino que fue una motivación trascendental para darla a conocer, pero sobre todo agradezco a ti y a tu gran familia su amistad, finas atenciones y confianza, que me hicieron sentir como en casa.

Al Dr. Volkheimer, de la Unidad de Paleopalínología del IANIGLA-CRICYT, en Mendoza, Argentina, por sus interesantes pláticas, por los sobretiros facilitados y por su gran amabilidad.

Al Dr. Gustavo Tolson Jones, director del Instituto de Geología por su apoyo y por las facilidades prestadas para que cursara su materia en la Facultad de Ingeniería.

A la Dra. Ana Bertha Villaseñor, Jefa del Departamento de Paleontología por su apoyo constante y por motivarme siempre.

Agradezco a mis hijos Melissa Martínez Ramírez y Enrique Martínez Ramírez, por su sincero amor, natural esencia, por ser personas muy talentosas y trabajadoras, muchísimas gracias por acompañarme en el trabajo de campo.

Además merecen eterno reconocimiento, mis padres: la Maestra Micaela Arriaga Rosas y el Contador Público Fernando Ramírez Becerril, quienes son mis grandes guerreros, por ser un ejemplo de tenacidad, trabajo y constancia. Gracias por haberme apoyado en todo, siempre.

A mis hermanas: Maestra Irma Ramírez, Biól. Lidia Ramírez, Ing. Paula Ramírez, C.P. Gloria Ramírez, y a mi prima Catalina Ramírez; gracias por su cariño, apoyo constante en los buenos y malos momentos, por su agradable compañía y por las innumerables reflexiones que nos han hecho crecer.

A mi hermano M.V.Z. Fernando Ramírez y a mis cuñados que son ya mis hermanos: Biól. Agustín Ruíz, Ing. Miguel A. Calderón y Dr. Choong, de quienes siempre estaré orgullosa, gracias por su desinteresada amistad.

A mis sobrinos; Miguel Calderón, Ricardo Calderón, Sami Calderón, Irma Ruíz, Agustín Ruíz, Viridiana Sánchez, Jovana Sánchez, Ismael Ramírez, Beto Ramírez, Marifer Ramírez, Catherine Vargas, Rami Vargas, y Sandra Vargas, por ser personas inquietas, siempre en la búsqueda de su superación.

A mi tía Lola y a mi abuelita Julia, quienes son nuestros ángeles de la guarda. Lo prometido es deuda, gracias por haberme escuchado y por sus sabios consejos.

A mis amigas, amigos y maestros que coincidimos en la búsqueda universal: a la gurú Soco y a sus dos hijos: Javier y Andrei, a Mary, Marco, Cesar, Alfonso y Jesús, gracias por todas las revitalizantes, reconfortantes y agradables vivencias, y por las que nos faltan....

A Blanquita Martínez, por ser una gran mujer que sabe escuchar, por ser paciente, amable y comprensiva, como pocas personas.

Aquellas personas que fueron mi punto de fricción, ¡benditos sean!, porque gracias a ellas se han reforzado mis metas.

Finalmente mi más sincero agradecimiento al apoyo de diversas Instituciones que hicieron posible el desarrollo de la presente investigación: al *Instituto de Geología* y al *Programa de Apoyo a proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica* (PAPIIT: IN110798) de la UNAM, al *Posgrado en Ciencias Biológicas* quien me apoyó económicamente para asistir a un congreso internacional y realizar dos estancias de investigación y a la *Unidad de Paleopalinología* del IANIGLA-CRICYT, en Mendoza, Argentina.

ÍNDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	
2.1 Paleofloras terciarias en México	5
2.2 Caracterización de paleofloras terciarias	9
3. JUSTIFICACIÓN	14
4. OBJETIVOS	
4.1 Generales	15
4.2 Particulares	15
5. GENERALIDADES	
5.1 Marco geológico	16
5.2 Procesos generales de dispersión espora-polínica	20
6. ÁREAS DE ESTUDIO	22
7. MÉTODO Y TÉCNICA	
7.1 Trabajo de campo	25
7.2 Técnica de laboratorio	26
7.3 Análisis Palinológico	27
8. RESULTADOS	
8.1 Litoestratigrafía	31
8.2 Descripciones sistemáticas de palinomorfos	42
8.2 Conjuntos paleopalinológicos	120
8.3 Diversidad y composición palinoflorística de la Formación Cuayuca	130
9. ANÁLISIS DE RESULTADOS	
9.1 Análisis comparativo entre secciones de la Formación Cuayuca	136
9.2 Correlación Palinoestratigráfica	140
9.3 Comparación con otras paleofloras terciarias de México	143
10. DISCUSIÓN	
10.1 Re-asignación cronoestratigráfica de la Fm. Cuayuca	150
10.2 Paleogeografía de taxa de interés cronoestratigráfico	153
10.3 Paleocomunidades vegetales	161

10.4 Comparación con la vegetación actual de la cuenca del Balsas	168
10.5 Paleofloras terciarias	172
10.6 Consideraciones climáticas	174
10.7 Ambiente sedimentario y eventos tectónicos generales	178
11. CONCLUSIONES	182
12. BIBLIOGRAFÍA	184
ANEXO I. <i>Lista de palinomorfos compartidos entre formaciones terciarias de México</i>	203
ANEXO II. <i>Análisis PAE por secciones: estructura de la matriz</i>	206
ANEXO III. <i>Palynomorph assemblages of the Cuayuca Formation (Paleogene), Puebla, southern México. Part I: trilete spores, monolete spores and gymnosperm pollen</i>	208

RELACIÓN DE FIGURAS

- Figura 1.** Parte oriental de la hoja Cuernavaca donde se destaca la Formación Cuayuca, tomado de Fries, 1966. p.17
- Figura 2.** Tabla de correlación estratigráfica, tomado de Fries (1966).p. 18
- Figura 3.** Ubicación de las localidades donde se llevaron a cabo las prospecciones palinológicas, en los estados de Puebla y Morelos. p.24
- Figura 4.** Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: Sección Cantera Principal (I) y Sección Cantera A (II), en Puebla. p.32
- Figura 5.** Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: Sección Cantera B (III) y Sección Estratigráfica de Lagunillas de Rayón (IV), Puebla. p.33
- Figura 6.** Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: Sección Tzompahuacan (V), Sección Lagunillas (VI); Sección Cantera Tepatola (VII) y Sección base Escape de Lagunillas (VIII). p.36
- Figura 7.** Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: Sección Ixtlico el chico – Ixtlico el grande (XIII); Sección Camino Cuayuca-Cayahuacán (XIV) y Sección Ixtatlala (XV). p.37
- Figura 8.** Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: Sección bloque caído (IX) y sección bloque levantado (X), Cerro el Calvario, primera cantera de Amatitlán, Azúcar de Matamoros, Puebla. p.40
- Figura 9.** Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: segunda cantera de Amatitlán (XI), Cerro el Calvario, Azúcar de Matamoros y Sección Tepalcingo (XII). p.41
- Figura 10a.** Conjunto paleopalínológico de la sección cantera principal de Cuayuca mostrando el conteo de polen y esporas. p. 121
- Figura 10b.** Conjunto paleopalínológico de la sección cantera principal de Cuayuca mostrando el porcentaje de polen y esporas. p.121
- Figura 11a.** Conjunto paleopalínológico de la sección cantera "A" de Cuayuca mostrando el conteo de polen y esporas. p.124
- Figura 11b.** Conjunto paleopalínológico de la sección cantera "A" de Cuayuca mostrando los porcentajes de polen y esporas. p.124
- Figura 12.** Conjunto paleopalínológico de la sección cantera "B" de Cuayuca mostrando el conteo de polen y esporas. p.126
- Figura 13.** Conjuntos paleopalínológicos de las secciones Lagunillas de Rayón (a) y Tzompahuacan (b) mostrando el conteo de polen y esporas. p.126
- Figura 14.** Conjunto paleopalínológico de la sección Lagunilla mostrando el conteo de polen y esporas. p.126
- Figura 15a.** Conjunto paleopalínológico de la sección "Cerro el Calvario", bloque caído donde se muestra el conteo de polen y esporas. p.127
- Figura 15b.** Conjunto paleopalínológico de la sección "Cerro el Calvario", bloque caído donde se muestra el porcentaje de polen y esporas. p.127
- Figura 16a.** Conjunto paleopalínológico de la sección "Cerro el Calvario", bloque levantado, primera mina de Amatitlán donde se muestran los conteos de polen y esporas. p.129
- Figura 16b.** Conjunto paleopalínológico de la sección "Cerro el Calvario", bloque levantado, primera mina de Amatitlán donde se muestran los porcentajes de polen y esporas. p.129
- Figura 17.** Diversidad palinológica registrada en la Formación Cuayuca. p.131
- Figura 18.** Cladograma donde se muestran las relaciones entre las secciones de la Formación Cuayuca. p.137.
- Figura 19.** Correlación palinoestratigráfica entre secciones de la Formación Cuayuca ubicadas en la localidad Cuayuca e Izúcar de Matamoros (El Calvario). p.142
- Figura 20.** Cladograma de consenso estricto mostrando las resoluciones alternativas. p.146
- Figura 21.** Relación entre paleocuecas paleógenas. p.148
- Figura 22.** Alcances cronoestratigráficos de taxa índices registrados en la Formación Cuayuca. p.151
- Figura 23.** Re-asignación cronoestratigráfica de la Formación Cuayuca. p.152
- Figura 24.** Perfil paleoaltitudinal de la vegetación local y regional durante el Eoceno tardío-Oligoceno temprano. p.167
- Figura 25.** Extensión de la paleocuenca donde fue depositada la Formación Cuayuca. p.179
- Figura 26.** Rocas siliciclásticas en la periferia de la paleocuenca terciaria y al fondo la Fm. Cuayuca (A). p.179

Figura 27. Estratotipos de la Formación Cuayuca, Puebla. p. 180

Figura 28. Sección "B" de Cuayuca: yesos con intercalaciones de limolitas. p.180

Figura 29. Evaporitas en Izúcar de Matamoros, Puebla. p.181

Figura 30. Canteras de yeso en Izúcar de Matamoros, Puebla. p.181

RELACIÓN DE CUADROS

Cuadro 1. Localidades donde se realizaron prospecciones palinológicas. Georreferenciación con GPS(*). p.22

Cuadro 2. Conjunto paleopalínológico semi-cuantitativo de granos de polen y esporas determinados en las nueve secciones pertenecientes a la Formación Cuayuca. Se incluyen los números de identificación (Id) de los taxa incluidos en el análisis cladístico PAE. p.132

Cuadro 3. Relación de taxa que definen cada agrupación en el cladograma de secciones. p.138

Cuadro 4. Investigaciones paleopalínológicas tomadas en cuenta en el análisis biogeográfico histórico PAE. p.143

Cuadro 5. Equivalentes modernos de los registros fósiles. p.169

RELACIÓN DE LÁMINAS

Lámina 1. pp.108-109

Lámina 2. pp.110-111

Lámina 3. pp.112-113

Lámina 4. pp.114-115

Lámina 5. pp.116-117

Lámina 6. pp.118-119

RESUMEN

Los objetivos de esta investigación palinoestratigráfica son (1) el de reconstruir la paleoflora regional que existía en la zona central-sur de México, durante el depósito de la Formación Cuayuca, (2) el de compararla con otras paleofloras terciarias de México, y (3) el de interpretarla en el contexto de la paleofitogeografía de América del Norte.

Se prospectaron 15 secciones de la Formación Cuayuca, colectándose un total de 54 muestras, de las cuales el 40.7% tuvieron palinomorfos, pertenecientes a las siguientes secciones: cantera principal, secciones A y B de Cuayuca, Lagunillas de Rayón, Tzompahuacan, Lagunilla; así como bloque caído, bloque levantado y segunda sección de Izúcar de Matamoros.

En la Formación Cuayuca se observaron 163 palinomorfos, de los cuales se determinaron un total de 97 taxa. Considerando los taxa determinados, el 13.4% ($n = 13$) corresponden a esporas de briofitas y pteridofitas, las gimnospermas están registradas en un 7.2% ($n = 7$) y las angiospermas son los elementos que constituyen la mayor riqueza (76.3%; $n = 76$) con dominancia de las dicotiledóneas (66%; $n = 64$) sobre las monocotiledóneas, estas últimas representadas solo en un 10.3% ($n = 10$). Por último, las algas se presentaron con 3.1% ($n = 3$).

Las esporas con mayor abundancia en los conjuntos palinológicos fueron *Cicatricosisporites dorogensis*, *Leptolepidites*, *Stereisporites* y *Verrucingulatisporites*. Entre las gimnospermas, destacan las efedras (*Ephedripites*) y el pino (*Pinuspollenites*). Las monocotiledóneas *Graminidites* y *Liliacidites* se encontraron como abundantes en la localidad de Cuayuca e Izúcar de Matamoros respectivamente. Las dicotiledóneas se caracterizaron por una gran diversidad, entre los elementos frecuentes se encuentra *Bursera* (*Rugulitriporites*), el complejo *Momipites* con *M. coryloides* y *M. microcoryphaeus*, Tiliaceae (*Rhoipites*), y las compuestas (*Tubuliflorites*). Finalmente las dominantes fueron Chenopodiaceae-Amaranthaceae (*Chenopodipollis*).

Se registraron un total de 19 taxa de interés cronoestratigráfico: *Aglaoreidia pristina*, *Armeria*, *Bombacacidites*, *Cicatricosisporites dorogensis*, *Corsinipollenites*, *Ephedripites claricristatus*, *Eucommia*, *Favitricolporites*, *Intratrisporopollenites*, *Lymingtonia*, *Magnaperiporites*, *Malvacipollis espinulosa*, *Margocolporites vawijhei*, *Momipites coryloides*, *Momipites tenuipolus*, *Mutisiapollis* sp., *Psilatricolporites operculatus*, *Thomsonipollis sabinetownensis* y *Polyadopollenites* aff. *pflugii*. Con ellos se establecen correlaciones estratigráficas entre secciones del Miembro Mcy de la Formación Cuayuca, y se estima que la Formación Cuayuca tiene una edad del Eoceno superior al Oligoceno inferior.

Los resultados palinoflorísticos obtenidos en las secciones fueron comparados entre sí y con aquellos obtenidos para otras paleocuevas terciarias de México mediante el empleo de un método biogeográfico: análisis de simplicidad de endemismos.

El análisis de simplicidad de endemismos "PAE" permitió reconocer a las secciones de Izúcar de Matamoros (bloque caído, bloque levantado y segunda sección) como correspondientes a la Fm. Cuayuca, con lo cual se amplió el área de dicha paleocuenca. Con base en las agrupaciones obtenidas, se correlacionaron cronoestratigráficamente dos

secciones de Izúcar de Matamoros y dos del área de Cuayuca. Taxa comunes a las secciones correlacionadas fueron *Armeria*, *Corsinipollenites*, *Eucommia*, *Momipites coryloides*, *Momipites tenuipolus* y *Psilatricolporites operculatus*. Finalmente, el análisis PAE realizado entre formaciones terciarias mostró relaciones históricas entre la Formación Cuayuca y la Formación Pie de Vaca (Grupo Balsas: Eoceno superior – Oligoceno temprano). Ambas a su vez se asociaron palinoflorísticamente con las fosforitas de Baja California Sur del Oligoceno.

Las condiciones paleoclimáticas que prevalecieron cuando se formó la Formación Cuayuca pueden inferirse a través de los conjuntos palinológicos, así como a través de su litología. Los estudios palinoflorísticos evidencian la presencia de un gradiente altitudinal donde prosperaban posiblemente comunidades vegetales bajo diferentes condiciones climáticas. Es probable que durante el Eoceno superior-Oligoceno temprano existieran serranías con bosque templado de *Pinus* y *Picea*; y en laderas con fuertes pendientes el bosque mesófilo de montaña. También a nivel regional se desarrollaba el bosque tropical perennifolio. En contraste, a nivel regional pero más cerca de la paleocuenca, se desarrollaron comunidades probablemente bajo un clima semiárido donde se favoreció la proliferación de leguminosas. Entre las paleocomunidades vegetales destacan el chaparral y la selva baja caducifolia con cuajotales. El clima local posiblemente era árido lo cual favoreció el desarrollo de matorral xerófilo y pastizales halófilos.

Las canteras de yeso que están siendo explotadas actualmente también son una evidencia indirecta del paleoclima xérico local, ya que el yeso como evaporita indica baja precipitación pluvial, contrastando con una alta evaporación.

ABSTRACT

The aims of this palynostratigraphic research are (1) to reconstruct the regional paleoflora of central- southern of Mexico during the time when Cuayuca Fm. was deposited, (2) to compare it with other Mexican Tertiary paleofloras and (3) to interpret the results in a North America paleophytogeography context.

Fifteen sections were prospected at Cuayuca Formation and 54 samples were collected; 40.7% of them had palynomorphes belonging to the following sections: principal, A and B sections of Cuayuca, Lagunillas de Rayón, Tzompahuacan, Lagunilla; bloque caído, bloque levantado and second sections from Izúcar de Matamoros.

A total of 163 palynomorphs were registered, 97 of them were determined. The 13.4% (n = 13) correspond to bryophytes and pteridophytes spores; gymnosperms were registered in 7.2% (n = 7) and the angiosperms had the highest richness (76.3%; n = 76) with dominance of dicotyledons (66%; n = 64) over monocotyledons 10.3% (n = 10). Algae were also present with 3.1% (n = 3).

The spores more abundant were *Cicatricosisporites dorogensis*, *Leptolepidites*, *Stereisporites* and *Verrucingulatisporites*. *Ephedripites* and *Pinuspollenites* were the most common gymnosperms. On the other hand, the most abundant monocotyledons were *Graminidites* and *Liliacidites*. In contrast, the dicotyledons were the most diverse, with frequent elements such as *Bursera* (*Rugulitriporites*), *Momipites* complex (*M. coryloides* and

M. microcoryphaeus), Tiliaceae (*Rhoipites*), and Compositae (*Tubuliflorites*). Finally, there were dominance of Chenopodiaceae-Amaranthaceae (*Chenopodipollis*).

Nineteen taxa have chronostratigraphic importance: *Aglaoreidia pristina*, *Armeria*, *Bombacacidites*, *Cicatricosisporites dorogensis*, *Corsinipollenites*, *Ephedripites claricristatus*, *Eucommia*, *Favitricolporites*, *Intratropopollenites*, *Lymingtonia*, *Magnaperiporites*, *Malvacipollis espinulosa*, *Margocolporites vawijhei*, *Momipites coryloides*, *Momipites tenuipolus*, *Mutisiapollis* sp., *Psilatricolporites operculatus*, *Thomsonipollis sabinetownensis* and *Polyadopollenites* aff. *pflugii*. They suggested that Cuayuca Formation has an Upper Eocene – Lower Oligocene age.

By mean of a biogeographic method named *parsimony analysis of endemcity* “PAE” it was possible to assign Izúcar de Matamoros sections as belonging to Cuayuca Formation. Common taxa among sections were *Armeria*, *Corsinipollenites*, *Eucommia*, *Momipites coryloides*, *Momipites tenuipolus* and *Psilatricolporites operculatus*.

PAE analysis among Tertiary formations showed historic relationships: Cuayuca Fm. was correlated with Pie de Vaca Formation (Upper Eocene – Lower Oligocene); both also were associated with San Gregorio Fm. (Oligocene), Baja California Sur.

In general, the palynofloristic studies show the presence of an altitudinal gradient where grew different types of vegetation over different climatic conditions.

The Cuayuca Formation evaporates was probably deposited under local xeric conditions with a semiarid climate that allowed the development of grassland (Chenopodiaceae-Amaranthaceae, Gramineae and *Ephedra*) and thorn shrub community with *Acacia*, Leguminosae, *Linum* and Plumbaginaceae. The neighboring communities were probably tropical deciduous forest, low tropical deciduous forest, thorn forest and chaparral. Finally, there were regional temperate vegetation such as *Pinus* and *Picea* forest; and cloud forest.

1. INTRODUCCIÓN

Los palinomorfos fósiles tienen importancia primordial como indicadores paleoflorísticos 1) por su constitución de esporopolenina, un polímero que permite preservarlos más fácilmente que otras partes de la planta; (2) porque el polen y las esporas son producidos en grandes cantidades; y, (3) gracias a su pequeño tamaño, son transportados largas distancias, de tal manera que en los sedimentos se puede encontrar representantes esporo-polínicos tanto de la flora local como de la flora regional. El polen y las esporas tienen una identidad propia conservadora, caracterizada por la estructura, la escultura, el tipo, número y disposición de las aberturas, así como la simetría y forma que presentan, elementos que en su conjunto, permiten determinarlos en diferentes categorías taxonómicas: familia, género y/o especie (Erdtman, 1986; Jarzen y Nichols, 1996; Punt *et al.*, 1994). La importancia de los estudios palinoestratigráficos radica en que algunos taxa son considerados fósiles índices y por lo tanto dan información valiosa sobre el tipo de clima, condiciones paleoecológicas, paleofitogeográficas, ambientes de depósito, así como la edad, resultando elementos clave para establecer correlaciones cronoestratigráficas (Playford y Dettmann, 1996).

La paleofitogeografía, por su parte, es una disciplina sintética que intenta documentar y entender los patrones de distribución de las plantas, así como reconstruir los cambios de la vegetación a través del tiempo geológico (Brown y Lomolino, 1998). De esta manera, se genera información valiosa que permite trazar la historia de las especies, grupos de plantas o comunidades. En este sentido, en un estudio paleopalinológico, al conocer los restos fósiles dejados por las paleocomunidades vegetales, se da la pauta para entender sus orígenes, migraciones, endemismos, relaciones paleoclimáticas y paleofitogeográficas en un ámbito global (Kedves, 1985). La interpretación de la composición del espectro esporo-polínico, también coadyuva a la discusión de las relaciones entre los factores externos (*i.e.* tectónica de placas, orogenia, aislamiento geográfico, migraciones, ambientes, entre otros) e internos (*i.e.* especiación) que regulan la evolución del reino vegetal.

Se conoce que existe una correlación directa entre la historia de la evolución de las plantas y de las regiones paleofitogeográficas. Ejemplos de lo anterior lo constituye la flora

del Cretácico superior, en donde existió diferenciación de provincias fitogeográficas en el Senoniano de Norte América, quedando representada la provincia de *Normapolles* en la costa Atlántica; granos triporados, seguramente producidos por muy diversas plantas, algunos de ellos cercanos a las Juglandaceae (Kedves, 1985). Por otro lado, la provincia de *Aquilapollenites*, con polen tricolporado, “triproyectado” de afinidad con las Loranthaceae, se registra para la zona oeste de Estados Unidos y se extiende hasta México y parte de Centroamérica (Kedves, 1985).

Cabe mencionar que en aquel estudio no se contaba con conocimientos sistemáticos sobre la palinoflora cretácica de México, por lo que se generalizó. Ahora se considera que existieron tres provincias en el Cretácico superior de México *sensu* Kedves (1985): la provincia *Normapolles*, la provincia *Aquilapollenites*, ambos de origen Laurásico y la provincia *Monocolpates*, representante de Gondwana, que tiene polen monosulcado relacionado con las monocotiledóneas (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1995, 1996).

Lo anterior nos da idea de los profundos alcances que puede tener el estudio paleopalínológico, de tal forma que se ha podido replantear los modelos previamente establecidos.

En lo que respecta al Terciario de Norteamérica se han propuesto tres tipos de geofloras: la *geoflora neotropical terciaria* que incluyó árboles, arbustos y lianas siempre verdes, la *geoflora arcto-terciaria* descrita como un bosque de angiospermas deciduas mezcladas con gimnospermas y la *geoflora madro-terciaria*, vegetación característica de ambientes secos a áridos (Axelrod, 1957; Chaney, 1959).

En general, las geofloras fueron consideradas como grupos de plantas que se han mantenido por si solas con mínimos cambios en su composición a través de varias épocas o periodos de la historia de la tierra, tiempo durante el cual su distribución ha sido profundamente alterada. Revisiones posteriores de las floras han modificado el conocimiento sobre las comunidades planteadas inicialmente *i.e.* floras arcto-terciarias deciduas templadas de altas latitudes estuvieron asociadas con elementos tropicales (Graham, 1999).

Actualmente existen nuevos conceptos para describir las floras terciarias, como son flora Boreotropical o términos descritos por Wolfe (1978) en donde se detallan el tipo de vegetación así como las paleotemperaturas, mismos que serán analizados más adelante.

Independientemente de la terminología empleada para caracterizar las floras terciarias, la base de su interpretación son los conjuntos palinológicos, los cuales deben asociarse con plantas existentes, cuyos requerimientos ecológicos son conocidos, ya que de ello depende realizar buenas reconstrucciones paleoflorísticas e inferencias paleoclimáticas.

Por su parte, los estudios paleopalinológicos tienen sus limitantes, como son el preciso control cronoestratigráfico de las facies estudiadas (Frederiksen, 1996), el cual puede afinarse solo en aquellos casos donde se han preservado otro tipo de microfósiles, macrofósiles o bien con dataciones geocronológicas.

Con la finalidad de tener un buen control estratigráfico en estudios paleopalinológicos, es importante establecer las secuencias sedimentarias considerando la posición de los cuerpos de roca. De esta manera, al determinar los diferentes grupos morfológicos de polen y esporas recuperados de los estratos, las primeras o últimas apariciones y obtener sus abundancias relativas a partir de conteos, es posible establecer biozonas así como correlaciones entre secciones (Frederiksen, 1996).

Desde el punto de vista cronoestratigráfico, la mejor biozona para inferir la edad de las palinofloras es por medio de las hemerzonas de elementos vegetales índice (Frederiksen, 1996), cabe destacar, que los alcances estratigráficos de las hemerzonas se afinarán en la medida en que más secciones se estudien en diferentes paleocuencas terciarias, este conocimiento podrá complementarse, a su vez, con el conocimiento generado sobre fauna macrofósil, estudios paleobotánicos, dataciones radiométricas así como con estudios geológicos locales y regionales.

Así, una vez establecidas las diferentes biozonas en secuencias verticales, se podrán interpretar los cambios en las comunidades vegetales a través del tiempo geológico, en donde las variantes topográficas, el vulcanismo y los cambios climáticos tuvieron un efecto importante en la evolución de los taxa, así como en las migraciones a través de distintos intervalos latitudinales y/o altitudinales.

En México resulta extremadamente compleja la asignación cronoestratigráfica del Grupo Balsas, cuyas edades fluctúan según su posición estratigráfica del Maestrichtiano al Oligoceno. Sin embargo, la caracterización palinoestratigráfica permitirá proponer su

cronoestratigrafía relativa la cual se irá afinando con estudios geológicos regionales y dataciones geocronológicas.

En la Formación Cuayuca, objeto de estudio paleopalinológico, se tienen serias dudas en cuanto a su edad, lo cual dejó claro Fries (1966), investigador que realizó el único trabajo geológico y asignó con interrogantes una edad Mio-Pliocénica. En este sentido, por medio del análisis palinoestratigráfico se pretende conocer la edad de dicha formación, contribuir al conocimiento de la flora y clima durante el Terciario, así como dar información sobre el ambiente de depósito. Mediante el uso de algoritmos usados en análisis biogeográficos, se logrará comparar las asociaciones palinológicas entre secciones o bien formaciones. El análisis de simplicidad de endemismos "PAE", es un método biogeográfico que permitirá conocer los patrones de distribución de la flora y sus relaciones históricas de acuerdo a sus taxa compartidos (Crisci, 2001; Crisci *et al.*, 2003; Luna y Alcántara, 2003; Morrone 1994, 2001, 2004; Rosen, 1988;), clasificando en este caso particular, secciones o bien formaciones terciarias por medio de un método parsimonioso donde se logra la máxima corroboración de las observaciones y se obtiene como resultado, relaciones jerárquicas de las unidades geográficas. El PAE constituye una alternativa a los métodos fenéticos de clasificación (Rosen, 1988; Morrone, 2004), en donde se obtienen solamente índices de similitud con base en presencia y ausencia de palinomorfos. Por último, se pretende conocer a nivel regional los tipos de vegetación cuando se depositó la Formación Cuayuca, mientras que a nivel supraregional se realizarán aportes sobre las relaciones paleofitogeográficas entre cuencas terciarias de México, así como comparaciones con otras geofloras.

2. ANTECEDENTES

2.1 Paleofloras terciarias en México

A continuación se realiza una revisión de las paleocuevas Terciarias estudiadas en México siguiendo un orden cronológico por edad.

Entre las investigaciones paleopalinológicas se encuentran las realizadas por Rosales-Lomelí *et al.* (1992), quienes analizaron una columna estratigráfica de Veracruz perteneciente a la Cuenca Tampico – Mizantla. Con la finalidad de determinar la edad y el ambiente de depósito, los autores estudiaron seis grupos de palinomorfos: polen, esporas, dinoflagelados, algas, escolecodontos y tecamibinos. En la columna analizada de ambiente marino, ellos pudieron precisar los taxa desde el **Paleoceno**, **Paleoceno-Eoceno**, **Eoceno inferior** y en el **límite Eoceno inferior – Eoceno medio**. Aun cuando existió dominancia de dinoflagelados, se registraron granos de polen de interés cronoestratigráfico *i.e.* *Momipites tenuipolus*, *Tricolpopollenites hians*, *Pandaniidites*, *Nudopollis terminales*, *Retitrescolpites anguloluminosus*, *Pistillipollenites cf. mcgegorii*, *Anacolosidites claibornensis*, *Cicatricosisporites dorogensis* y *Ephedripites claricristata*, entre otros.

Otra investigación de interés bioestratigráfico fue realizada por Martínez *et al.* (1980a), quienes llevaron a cabo la exploración de unidades litoestratigráficas en tres localidades de la Cuenca Burgos: Colombia (Nuevo León), San Ignacio y Miguel Alemán (Tampico) y establecieron una edad Eoceno temprano al Eoceno tardío. En los lignitos del área de San Ignacio (Grupo Claiborne), se registraron elementos importantes como son *Platycarya swasticoida* y *Nudopollis terminalis*, característicos del **Eoceno medio**, mientras que en la localidad de Colombia (Grupo Claiborne) se observaron *Bombacacidites claibornensis*, *Choapollenites eximius* y *Sernapollenites duratus*, taxa que permitieron establecer una edad **Eoceno temprano – Eoceno medio**. En Miguel Alemán (Grupo Claiborne y parte basal del Grupo Jackson) se estableció una edad de **Eoceno tardío**, registrándose *Polypodium heteroverrucatus* y *Cicatricosisporites* sp., así como diversos dinoquistes.

Investigaciones paleopalinológicas realizadas en las Formaciones El Bosque, La Trinidad y Rancho Berlín, del **Eoceno – Oligoceno** del Grupo Simojovel, Chiapas, han

revelado que dichas paleocuecas presentan facies marinas neríticas poco profundas que se encontraban cercanas a la costa. Lo anterior se pudo evidenciar con la presencia de comunidades de manglares (*Pelliceria pollis* y *Zonocostites*), así como diversas fungosporas indicadoras de la línea de costa. En dichas formaciones se observó un bajo contenido de polen y esporas. Por otro lado, la parte basal de la Formación La Quinta (***Oligoceno superior***) está caracterizada por tener facies mixtas; marinas y transicionales (Tomasini-Ortiz y Martínez-Hernández, 1984)

Ahora resulta interesante detallar aquellas investigaciones realizadas en el Grupo Balsas, unidad a la cual se sugiere podría pertenecer la Formación Cuayuca. Estudios palinoestratigráficos recientes sobre el Grupo Balsas lo constituyen aquellos realizados para la Formación Pie de Vaca, en la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), donde se determinaron las comunidades de plantas establecidas local y regionalmente durante el ***Eoceno tardío – Oligoceno temprano***. Entre los mosaicos de vegetación se encuentra el bosque de coníferas en las partes altas de las montañas y sotobosques caracterizados por la presencia de gramíneas y efedras. En las laderas y cañadas húmedas prosperaba el bosque mesófilo. Por último, las planicies se tornaban más secas con vegetación tipo sabanoide, selva baja y matorral esclerófilo. Por último, entre los elementos clave que permitieron determinar la edad cronoestratigráfica se encontró el grupo *Momipites*, *Aglaoreidia* y *Eucommia*.

Otros estudios perteneciente también al Grupo Balsas se realizaron en la paleocuenca Tepexi – Coatzingo, en Puebla (Carranza, 2001, 2004). En general, se encontró similitud paleoflorística con la Formación Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), determinándose comunidades vegetales afines y registrándose los mismos fósiles índice citados inicialmente por Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1999), por lo que se asignó una edad similar a dicha paleocuenca: ***Eoceno superior – Oligoceno inferior***.

Estudios paleobotánicos han generado también importantes aportes en la misma región. Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994a) describieron frutos de *Eucommia constans*. Aunque esta especie es similar a *E. montana* del Oligoceno de Norteamérica, los autores consideraron a dicho fósil como del Neógeno. En otro trabajo realizado por los mismos autores (Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz, 1994b) refirieron frutos de

Cedrelospermum manchesteri los cuales fueron muy abundantes en las tobas de la Fm. Pie de Vaca, sugiriendo que dicha ulmácea tenía un papel como re-colonizadora en áreas afectadas por la actividad volcánica durante el Paleógeno. La ocurrencia de *Eucommia* y *Cedrelospermum*, representan elementos boreales que migraron de latitudes medias a bajas de Norteamérica. Posteriormente Magallón-Puebla y Cevallos-Ferriz (1994c) describieron taxa de leguminosas correspondientes a los géneros *Mimosa*, *Lysiloma*, *Sophora* y *Prosopis*. A este último género se le asocia con ambientes áridos, aunque puede también crecer bajo condiciones de humedad. Estos resultados aunados con los palinológicos soportan la idea de una edad Oligocénica para la Formación Pie de Vaca.

Adicionalmente, se refirió de la misma formación a *Karwinskia axamilpense* (Rhamnaceae), una especie endémica neotropical (Velasco de León *et al.*, 1998), la cual, junto con los elementos boreales: *Salix* y *Populus*; así como berberidáceas (*Berberis* y *Mahonia*), migraron de latitudes medias a bajas (Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2000 a, b); y además, se destaca la presencia de elementos xéricos como son *Pseudosmodingium* (Anacardiaceae), el cual ha mostrado similitud con taxa endémicos que viven en comunidades áridas en el sur de Norteamérica (Ramírez *et al.*, 2000) y *Cercocarpus mixteca* (Rosaceae), la cual tiene hojas micrófilas que corresponden a un clima xérico (Velasco de León y Cevallos-Ferriz, 2000).

Biaggi (1978) estudió la parte media y superior de la Formación La Quinta (*Oligoceno superior* – *Mioceno inferior*) donde se registraron polen, esporas y dinoflagelados, identificando ambientes marinos someros. Con los conjuntos palinológicos, el autor propuso varios tipos de paleocomunidades vegetales: una comunidad de tierras bajas, costera, que corresponde al manglar (*Rhizophora*, *Pelliceria*, *Nypa*, *Acrostichum* y *Rhespesia*), una comunidad subtropical – tropical de tierras bajas (*Bombax*, *Terminalia*, *Ficus*) y comunidades de tierras altas, templadas a frío templadas incluyendo *Pinus*, *Quercus*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Fagus* y *Picea*.

Otro estudio fue el realizado por Langenheim *et al.* (1967), en estratos que contienen ámbar, en la región de Simojovel, Chiapas, para aportar información sobre la vegetación y las condiciones de depósito del ámbar durante el Terciario medio en el sur de México. Los análisis palinológicos revelaron un ambiente lagunar con manglar, con la presencia de varias

especies de *Rhizophora*, i.e. *R. mangle*, *R. racemosa*, *R. samoensis*, *R. sarrisonii*. Elementos presentes con bajas frecuencias fueron *Engelhardtia*, *Podocarpus* y *Pinus*. Con los análisis realizados, los autores asignaron dichos estratos como de edad **Oligoceno tardío** al **Mioceno temprano**.

En el área de Pichucalco, Chiapas, Palacios y Rzedowski (1993) analizaron sedimentos del **Mioceno inferior** al **Mioceno medio**. Las asociaciones palinológicas permitieron conocer que durante el Neógeno se desarrolló la comunidad de manglar (*Rhizophora* y *Pelliceria*), el bosque mesófilo de montaña estuvo bien representado así como los bosques de coníferas de tierras altas.

Un estudio sobre los lignitos de la Formación Paraje Solo, cerca de Coatzacoalcos, Veracruz fue realizado por Graham (1975). En los conjuntos palinológicos de edad **Plioceno medio**, las comunidades de plantas bien representadas son el manglar, bosque caducifolio, bosque de encino y el bosque de oyamel. La selva alta perennifolia y selva baja caducifolia están poco representadas. Con la presencia de *Picea*, Graham (1975) infirió que existió un clima probablemente más frío y húmedo que el actual. Por otro lado, el autor sugirió que la vegetación xérica se adicionó recientemente a la flora de Veracruz.

Si bien las investigaciones realizadas sobre la floras del terciario han aportado valiosos resultados, existen aún numerosos sitios por explorar en nuestro país, como es el caso de la Formación Cuayuca, ubicada al sur del eje neovolcánico en la parte central del territorio mexicano a la cual se le ha asignado un intervalo de edad Mioceno tardío - Plioceno temprano (Fries, 1966).

2.2 Caracterización de paleofloras terciarias

El concepto de geoflora implica, de acuerdo con Chaney (1959) “un grupo de plantas que se han mantenido con un mínimo de cambios en su composición florística por varias épocas o periodos en la historia de la tierra, tiempo durante el cual, su distribución se ha visto profundamente alterada”. Así pues, se han propuesto tres tipos de geofloras para Norte América: *Neotropical Terciaria*, *Arcto-Terciaria* y *Madro-Terciaria*. El desarrollo de estas tres geofloras se dió como respuesta a cambios climáticos y fisiográficos.

De acuerdo con Axelrod (1957) y Chaney (1947), en el Paleógeno, la **geoflora *Neotropical-Terciaria*** se extendió hasta llegar a los 55 grados de latitud Norte durante el Eoceno temprano, luego, esta flora fue migrando progresivamente hacia las regiones ecuatoriales en respuesta al enfriamiento y a los climas secos estacionales. La geoflora Neotropical incluyó árboles siempre verdes de hoja ancha, arbustos y lianas de familias con representantes actuales en zonas tropicales. Los ejemplos más importantes de este tipo de geoflora en Norte América son la flora Wilcox del Eoceno temprano en la bahía del Mississippi; flora Claiborne del Eoceno medio de la bahía del Mississippi; flora Brandon del Eoceno de Vermont; flora Catahoula del Oligoceno; floras Raton, Denver y Fort Union del Eoceno temprano; flora Green River del Eoceno medio del área de las Montañas Rocallosas. Algunos géneros presentes en la geoflora Neotropical Terciaria son *Anona*, *Coccoloba*, *Ficus*, *Nectandra*, *Persea*, *Sabal* y otros árboles tropicales, los cuales llegaron a mezclarse en los bordes con bosque de pino-encino y comunidades de la flora Madro-Terciaria.

Por su parte, la **geoflora *Arcto-Terciaria*** implica una vegetación que se desarrolló en el Ártico durante el Terciario, incluye bosques templados de angiospermas deciduas (verdes en verano) y coníferas, los cuales ocuparon altas latitudes norteñas durante el Terciario temprano y se expandieron hacia el sur cuando el clima se fue enfriando en el Eoceno tardío. La asociación de las especies registradas en la flora Terciaria ha mostrado que existía una continuidad holártica de la geoflora Arcto-Terciaria. Tomando en cuenta su distribución actual, esta flora se encuentra en áreas separadas, por ejemplo, existen elementos de árboles deciduos y de coníferas Arcto-terciarios relacionados florísticamente en el este de Norte América y en el noreste de Asia (Chaney, 1947; Graham, 1999).

En la Sierra Nevada, la *geoflora Arcto-Terciaria* se diferenció en tres provincias durante el Mio-Plioceno. La primera de ellas se caracterizó por ser una provincia marítima calido-templada, la cual ocupó toda la costa de San Francisco hasta llegar al norte de Washington. Incluyó elementos cálido templados como *Persea*, *Ilex*, *Magnolia* y *Sabal*, los cuales sobrevivieron cerca de la costa. Estos elementos estuvieron viviendo con miembros típicos Arcto-Terciarios, como lo son *Alnus*, *Betula*, *Diospyros*, *Liquidambar*, *Platanus*, *Pterocarya*, *Taxodium*, entre otros. En aquel tiempo, los veranos probablemente fueron cálidos y húmedos y los inviernos fueron templados con heladas ocasionales. La segunda provincia se ubicaba a elevaciones templadas y en la región del valle, alternando con planicies de inundación y con vegetación que bordeaba los lagos. Esta provincia cubrió la meseta de Columbia y el norte de la Gran Cuenca y se extendió hacia el este hasta las Montañas Rocallosas, estuvo dominada por árboles deciduos como *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Carya*, *Cercis*, *Fagus*, *Platanus*, *Populus*, *Quercus* y *Salix*. Algunas coníferas presentes en dicha provincia son *Glyptostrobus*, *Taxodium*, *Abies*, *Picea* y *Pinus*, entre otros. En general, se infiere que las temperaturas para esta provincia fueron cálidas en verano y frías en invierno, existiendo nevadas comunes. Además, dicha región llegó a interdigitarse hacia el sur con la Flora Madro-Terciaria. Por último, la tercera provincia, con características montanas, fue dominada principalmente por coníferas como *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Sequoia* y *Thuja*. Otros elementos que se llegaron a asociar con esta provincia fueron *Acer*, *Alnus*, *Amelanchier*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus*, *Populus*, *Quercus*, *Symphoricarpos* y *Ulmus*, muchos de los cuales representan elementos más fríos. Presumiblemente, la temperatura fue fría en verano, pero los inviernos se caracterizaron por sus nevadas regulares (Axelrod, 1957).

La *geoflora Madro-Terciaria* está caracterizada por elementos de ambientes secos a áridos. Esta geoflora se desarrolló como un tipo de vegetación distintiva en el Mio-Plioceno en el oeste de Estados Unidos, se expandió rápidamente al suroeste con el predominio del clima seco, siendo dominada por bosque de pino-encino, chaparral, matorral xerófilo y vegetación desértica. Dicha flora se desarrolló en respuesta a la reducción de lluvia, debido al levantamiento de cordilleras costeras y la Sierra Nevada. No obstante, desde el Eoceno medio, la flora de Green River ya presentaba elementos de la flora Madro-Terciaria. Durante el Oligoceno se registra un movimiento hacia el norte (flora Florissant) y para el Mioceno

medio la flora Madro-Terciaria se encontraba bien establecida en el interior del sur de California, en donde se desarrollaron elementos esclerófilos y vegetación micrófila, formando parte de la vegetación de chaparral.

De acuerdo con Axelrod (1958), la geoflora Madro-Terciaria se originó en el suroeste de Norte América durante el Terciario temprano, y migró al norte con la expansión del clima seco durante el terciario medio y tardío. La flora Madro-Terciaria fue altamente resistente a la sequía, caracterizándose por tener plantas con hojas pequeñas y anchas, similares a las que viven ahora en zonas semiáridas del suroeste de Norte América. Dos grandes provincias han podido ser diferenciadas en la geoflora Madro-Terciaria de la Sierra Nevada en el tiempo Mio-Pliocénico. En el norte, las especies fueron miembros principalmente de bosque de pino-encino y vegetación de chaparral. Algunos elementos del bosque de pino-encino son *Arbutus*, *Bumelia*, *Cupresus*, *Lyonothamnus*, *Persea*, *Pinus*, *Pistacia*, *Platanus*, *Populus*, *Quercus*, *Robinia*, *Sapindus*, *Umbellularia* y *Ungnadia*. Mientras que géneros de chaparral fueron *Arctostaphylos*, *Ceanothus*, *Cercocarpus*, *Dendromecon*, *Garrya*, *Laurocerasus*, *Shmaltzia* y *Quercus*. En el centro de la Sierra Nevada y en los flancos, la flora Madro-Terciaria ocupó planicies, algunas de ellas adyacentes a la geoflora Arcto-Terciaria. En el sector sur, el bosque esclerófilo y chaparral estuvieron asociados con elementos áridos subtropicales sinaloenses, comprendiendo los géneros *Acacia*, *Bursera*, *Cercidium*, *Dodonaea*, *Erythea*, *Sabal*, *Eysenhardtia*, *Ficus*, *Leucaena* y *Pithecolobium*. Mientras que elementos de la vegetación desértica, relacionada con el componente de Mohave comprenden géneros tales como: *Lycium*, *Prunus*, *Purshia* y *Yucca* (Axelrod, 1950; 1957 y 1958).

En la actualidad, elementos de la geoflora Madro-Terciaria se encuentran viviendo en zonas áridas. Axelrod ha sugerido que muchos de ellos tienen su centro de origen en la Sierra Madre Occidental, al Norte de México y durante el Terciario migraron hacia el norte a lo largo de cadenas montañosas áridas, expandiéndose al este y oeste, en respuesta a la reducción de la precipitación en el interior del continente. Ejemplos de tipos de vegetación que comprenden relictos Terciarios en México son el matorral esclerófilo, así como el chaparral (Valiente-Baunet *et al.*, 1998; 2000)

Existe controversia en emplear el término “geoflora”, ya que representa un punto de vista muy rígido y puede ser cuestionable si cada geoflora llegó a migrar como una unidad

durante el Terciario. Por otro lado, la geoflora Arcto-Terciaria ha sido objeto de múltiples discusiones, ya que inicialmente se había asignado una edad miocénica. Sin embargo, la flora que inicialmente se había citado como Arcto-Miocénica, se considera actualmente como de edad Paleoceno-Eoceno. Además, dichas floras templadas decíduas de altas latitudes estuvieron asociadas con elementos tropicales. Así pues, se tienen palmas del Paleoceno en Alaska a 57° N y en el Paleoceno de Groenlandia a 70° N (Graham, 1999).

Por otro lado, se ha acuñado otro concepto: "**flora Boreotropical**", propuesto por Wolfe (1975), empleado para caracterizar una mezcla de vegetación decidua templada y elementos siempre verdes tropicales del viejo mundo en altas latitudes. Este concepto ha permitido aceptar el hecho de que elementos paleoflorísticos han migrado de manera individual dependiendo de sus capacidades y de su adaptabilidad, por lo que a través del tiempo geológico llegaron a expandirse más allá de su área de distribución original.

Wolfe (1978) sugiere una nomenclatura especial para las comunidades antiguas: a) **bosque tropical**, con temperatura media anual (*TMA*) de 25°C, subhúmedo, siempre verde, de hoja ancha, dosel abierto, hojas principalmente de margen entero, textura gruesa, y con ápices agudos; b) **bosque tropical lluvioso**, *TMA* 18°C, generalmente sobre los 25°C, siempre verde, de hoja ancha, con ápices agudos, hay multiestratos, lianas, presencia de contrafuertes, hojas esclerófilas, principalmente mesófilas, hojas de margen entero en un 75%; c) **bosque lluvioso paratropical**, cerca de los trópicos o subtropicos *TMA* de 20-25°C, precipitación estacional, estación seca reducida, relacionado florísticamente con bosque tropical lluvioso, taxa siempre verdes, de hoja ancha y algunos deciduos, lianas, presencia de contrafuertes, hojas de márgenes enteros del 57-75%; d) **bosque subtropical**, presenta heladas no severas, *TMA* de 13-18°C, lluvias estacionales; abundante vegetación esclerófila, pocas lianas, no presentan contrafuertes, bosque siempre verde de hoja ancha con algunas coníferas y elementos deciduos de hoja ancha, margen entero del 39-55%; e) **bosque notófilo de hoja ancha siempre verde**, *TMA* de 13°C, árboles deciduos de hoja ancha, no son comunes las coníferas, no hay contrafuertes, esclerófilo, hojas pequeñas (notófilas) y anchas de margen entero del 40-60%; f) **bosque templado caliente**, las temperaturas caen debajo de los 0°C en algunos meses del año, estacionalidad marcada, *TMA* de 13°C, bosque deciduo de hoja ancha en el cual puede haber cierto porcentaje de coníferas, hojas de márgenes enteros del 30-38°C;

g) ***bosque deciduo polar de hoja ancha***, TMA de 7-8°C, bosque húmedo extinto mesotérmico a microtérmico, relacionado con el bosque deciduo moderno; hojas grandes y anchas.

Teniendo en mente todos los conceptos antes mencionados, es necesario emplear una terminología estandarizada para describir la vegetación del pasado. En este sentido, tropical, pantropical, subtropical, templado y templado frío son términos cualitativos que pueden ser empleados para dar una información del paleoclima. Si se toma en cuenta que los sistemas de clasificación de la vegetación modernos representan una extensión de comunidades establecidas desde el Paleógeno, entonces Graham (1999) sugiere que estos pueden también ser usados en distintas combinaciones: bosque tropical lluvioso, bosque subtropical, bosque deciduo, bosque de coníferas, etc.

El registro fósil efectivamente refleja conjuntos de vegetación dinámicos a través del tiempo, por lo que el término adecuado que hace referencia al tiempo es “paleocomunidades”.

3. JUSTIFICACIÓN

La Formación Cuayuca corresponde principalmente a secuencias evaporíticas lacustres terciarias, con algunas facies siliciclásticas y se localiza en la parte central de México, al suroeste del estado de Puebla. Dicha formación, que carece de macrofósiles, fue descrita por Fries en 1966 en la hoja Cuernavaca. El autor consideró que la Fm. Cuayuca se encuentra suprayaciendo a los Grupos Balsas (Eoceno – Oligoceno), Ixtlilco (Mioceno) y Tepexco (Mioceno), y por posición estratigráfica le asignó una edad de *Mioceno - Plioceno inferior*.

El Grupo Balsas, por su parte, presenta gran heterogeneidad litológica, se distribuye a través de la cuenca del río Balsas-Mezcala, con edades que fluctúan entre el Paleoceno y el Oligoceno inferior. Estudios realizados en paleocuevas terciarias en Tepexi de Rodríguez, Puebla, han permitido asignar a la Formación Pie de Vaca la edad Eoceno superior – Oligoceno inferior e incluirla dentro del Grupo Balsas (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

En este sentido, y dado los aportes cronoestratigráficos que pueden generarse con la investigación palinoestratigráfica, se plantea el estudio paleopalínológico de varias secciones de la Fm. Cuayuca, con la finalidad de dilucidar su edad, partiendo de la hipótesis de que dicha Formación podría ser más antigua tomando como base la palinología, su litología, así como la posición de los cuerpos de roca, y en consecuencia podría ser considerada como parte del Grupo Balsas, con la ventaja de que geológicamente esta bien diferenciada.

La presente investigación pretende realizar la fechación de la Formación Cuayuca con base en polen índice, lo cual se llevará a cabo correlacionando los resultados y aplicando análisis biogeográficos entre diferentes paleocuevas terciarias de México para conocer las relaciones históricas entre ellas.

Además de la reasignación cronoestratigráfica, los aportes palinoflorísticos generados proveerán registros sobre la diversidad de la flora local y regional, contribuyendo a la historia de la vegetación y los paleoclimas durante el Terciario en la parte sur de Norteamérica.

4. OBJETIVOS

4.1 Generales

Precisar la edad mediante métodos paleopalinológicos de un conjunto de facies verticales y horizontales de la Formación Cuayuca, reconstruir la paleoflora local, regional y establecer sus afinidades paleofitogeográficas con otras formaciones terciarias de México.

4.2 Particulares

- Establecer la posición cronoestratigráfica de la Formación Cuayuca con base en fósiles índice.
- Contribuir al conocimiento paleoflorístico, paleoclimático y ambientes de depósito de paleocuencas terciarias en el sur de México.
- Conocer las relaciones paleofitogeográficas entre cuencas terciarias con base en su palinoflora.

5. GENERALIDADES

5.1 Marco geológico

La Formación Cuayuca, fue estudiada únicamente por Fries (1966), quien le asignó un alcance de edad entre el Mioceno superior y el Plioceno inferior. La localidad tipo de dicha formación comprende una secuencia de capas lacustres localizada en las proximidades del pueblo Cuayuca, en donde se exponen unos 50 metros de capas de yeso que descansan sobre capas arcillosas y cuya unidad infrayacente es el Grupo Balsas.

De acuerdo con Fries (1966), dicha formación esta caracterizada por tres facies: la facies inferior consta de capas clásticas que varían en textura desde conglomerado hasta limo fino (Mcc), encima o interdigitada con ella existe una secuencia de capas de caliza, pedernal y marga con diferentes proporciones de óxido de fierro y mezcla de arcilla y limo (Mc), y la tercera facies consta de yeso de diferentes grados de pureza, que se encuentra interdigitada o suprayaciendo una cara de las facies anteriores (Mcy). El espesor estimado para las facies Mcc y Mc es de 300 metros, mientras que Mcy puede alcanzar hasta los 200 metros. Cabe destacar que la primera y la tercera facies se encuentran localizadas cerca de la comunidad Cuayuca, mientras que la segunda se encuentra a dos kilómetros al sur de la ciudad de Jonacatepec y en una localidad al sur de Tepaltzingo, ambos en el estado de Morelos (fig.1). En estas zonas, las unidades infrayacente son el Grupo Tepexco y el Grupo Ixtlilco respectivamente.

Resulta difícil interpretar la posición estratigráfica de la Formación Cuayuca, ya que en un sector de la hoja Cuernavaca se encuentra suprayaciendo discordantemente al Grupo Balsas (Eoceno – Oligoceno), mientras que en otros sectores las unidades infrayacentes corresponden a los grupos Ixtlilco y Tepexco, ambos de edad miocénica (figuras 1 y 2). Desgraciadamente no existen microfósiles que puedan ayudar a precisar su edad, sin embargo, Fries (1966) indicó que las capas de caliza y pedernal tienen formas que sugieren la presencia de materia orgánica, por lo que desde el punto de vista palinológico, podrían contener kerógeno y/o palinomorfos de interés estratigráfico.

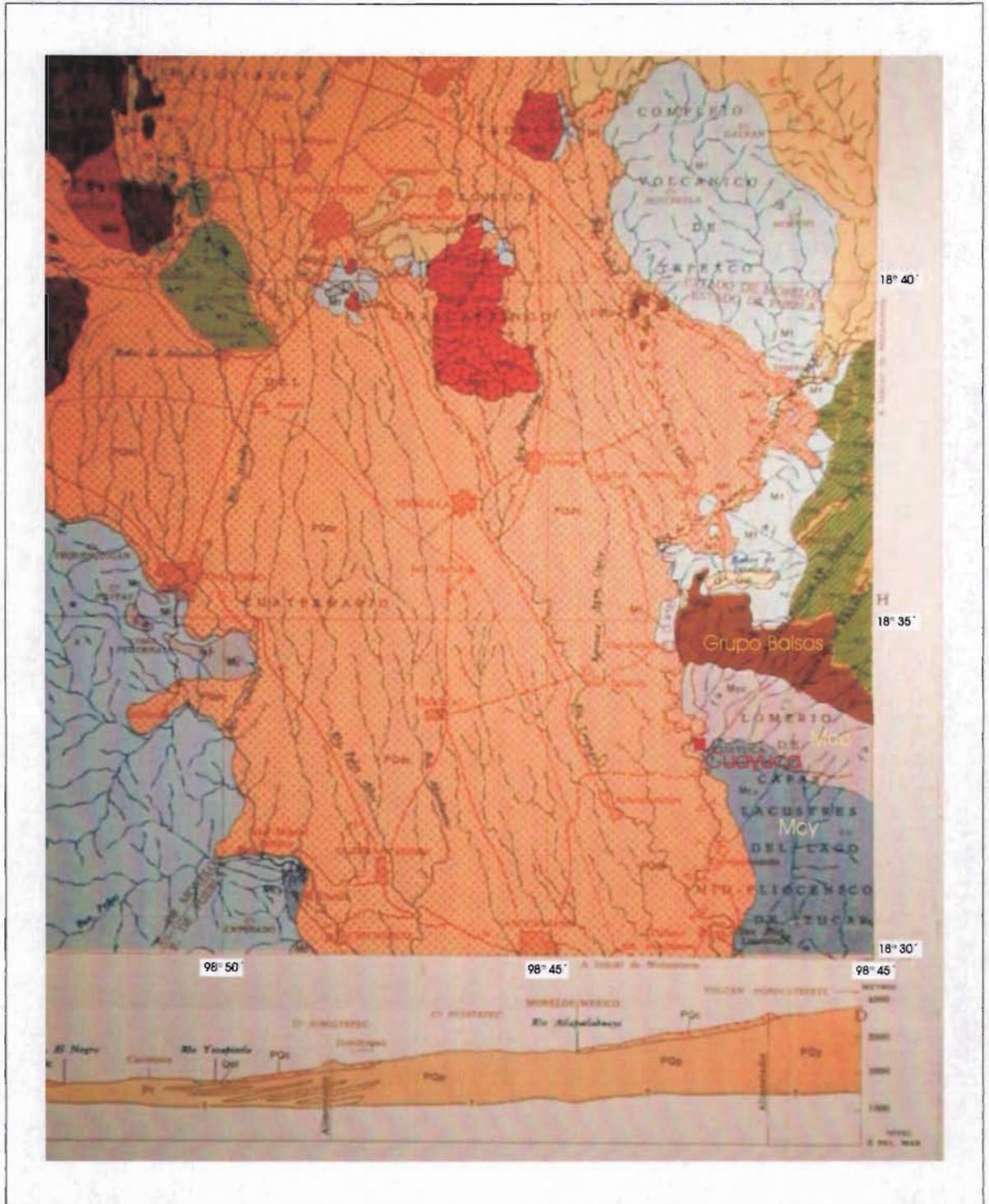


Figura 1. Parte oriental de la hoja Cuernavaca donde se destaca la Formación Cuayuca, tomado de Fries, 1966.

Cuando Fries (1966) realizó su investigación, existía una pobre exposición de los afloramientos. En las últimas décadas se ha llevado a cabo la explotación de las canteras de yeso, lo que ha puesto en evidencia el detalle de la composición de los lomeríos antes señalados, principalmente aquellos cercanos al pueblo Cuayuca de San Antonio, en el estado de Puebla.

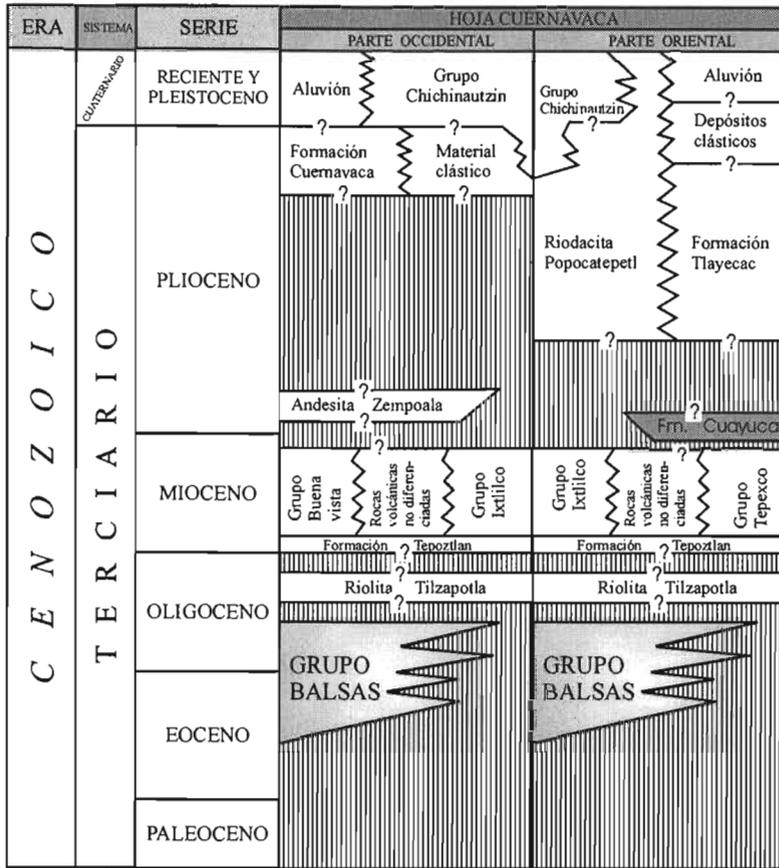


Figura 2. Tabla de correlaci3n estratigr3fica para la zona de estudio; tomado de Fries (1966).

Es importante hacer menci3n de los trabajos geoqu3micos que han hecho aportes significativos en relaci3n al fechamiento de unidades volc3nicas que forman parte de la provincia terciaria del sur de M3xico. En este sentido, la investigaci3n realizada por Mor3n-Zenteno *et al.* (1998) establece que el Grupo Buenavista es de edad oligoc3nica. Cabe destacar que el Grupo Buenavista (parte occidental de la hoja Cuernavaca) estaba antiguamente asignado al Mioceno; sin embargo se constat3 que es m3s antigua. De hecho, recientemente se ha probado que tanto la ignimbrita Tilzapotla, como el Grupo Buena Vista corresponden al mismo evento volc3nico que tuvo lugar en el Oligoceno inferior (Mor3n-

Zenteno *et al.*, 2004). Por su parte, los Grupos infrayacentes a la Fm. Cuayuca, Ixtlilco y Tepexco (zona oriental de la hoja Cuernavaca) fueron planteados por Fries (1966) como contemporáneos al Grupo Buenavista, lo cual reubicaría a ambos grupos en el Oligoceno.

La ignimbrita Tilzapotla del Oligoceno inferior define el límite superior del Grupo Balsas. El Grupo Balsas a su vez, se encuentra distribuido en el centro y suroeste de México, en la cuenca hidrológica del río Mexcala-Balsas y representa la cobertura sedimentaria de rocas terciarias más antiguas, con grado de deformación moderado, depositadas encima de formaciones cretácicas y precretácicas plegadas y erosionadas. Asimismo, se caracteriza por una gran variedad de tipos litológicos entre los que se encuentran yesos, calizas lacustres, conglomerados, areniscas, limolitas y arcillas así como tobas y basaltos, todos ellos de espesor variable.

Gracias a los estudios paleopalinológicos realizados en el Grupo Balsas, se ha empezado a conocer la cronoestratigrafía del Grupo y se ha podido inferir el desarrollo de la vegetación durante el Eoceno Tardío – Oligoceno Temprano que comprende aproximadamente de 41.3 a 28 millones de años (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), resultados que podrán ser comparados con los generados en la presente investigación.

5.2 Procesos generales de dispersión esporo-polínica

La representatividad de polen y esporas en el registro fósil depende de la producción y dispersión esporo-polínica, así como del acarreo y la preservación de los mismos. Hay que enfatizar que las estrategias de polinización tendrán influencia directa en el número de granos de polen presentes en los sedimentos. Sumado a lo anterior están también los eventos geológicos y climáticos que producen cambios de vegetación.

En estudios palinológicos del Terciario, el grupo mejor representado son las plantas polinizadas por viento, las cuales producen gran cantidad de polen, mismo que es transportado por aire y esparcido en los alrededores como lluvia de polen. El polen de plantas anemófilas es seco y se presenta generalmente como granos separados individualmente (mónades), éstas plantas producen el máximo número de unidades polínicas, asegurando su distribución sobre una gran área (Graham, 1999).

Por otro lado, los granos de polen de plantas zoófilas son poco frecuentes en sedimentos lacustres terciarios, sin embargo su presencia puede tener un gran valor como indicador paleoecológico. Por lo general, la polinización zoófila implica una menor producción de granos de polen aunada a una mayor eficiencia del transporte por diversos animales. Excepcionalmente, algunas especies zoófilas llegan a producir grandes cantidades de polen, de forma tal que su producción es comparable a las especies polinizadas por viento como es el caso de las Tiliaceae (Faegri e Iversen, 1989).

En lo que respecta a la producción de polen por plantas individuales en las diferentes comunidades vegetales, se sabe que no tiene una magnitud constante, varía específicamente e individualmente y se encuentra directamente relacionada con los parámetros ecológicos, y en especial con cambios climáticos (Moore *et al.* 1991).

En los procesos de lluvia de polen actual, los patrones de dispersión y depósito de los granos de polen resultan enormemente complejos e intervienen tres componentes principales que son la gravedad, y los componentes local y regional que operan a diferentes niveles (Edmons, 1979; Faegi e Iversen, 1989).

En el componente de gravedad se considera la distancia con respecto al suelo y en este caso se encuentra el polen que cae de manera individual, o bien el remanente de flores que caen después de la antesis, polen que se encuentra en la superficie de las hojas y que cae junto con éstas durante el otoño, o bien como remanentes en la superficie de frutos que llegan al suelo. Una gran parte del componente de gravedad es redepositado, el agua de lluvia lava los granos adheridos originariamente a las hojas o ramas del dosel de la vegetación. Andersen (1967) mostró que en un bosque de composición variada, existe casi una correlación perfecta entre la composición del polen depositado en el piso del bosque y aquella producida por encima del dosel.

El componente local está relacionado con la dispersión de polen por corrientes de viento superficiales más o menos paralelas al nivel del piso, por lo que la concentración del mismo se incrementa al aproximarse al recurso. Mientras que el componente regional contempla el polen que es capturado por corrientes de aire y puede ser transportado a grandes altitudes, inclusive mayores a las del límite superior de los árboles.

Tanto en el componente local como en el regional, el polen es capturado en impredecibles nubes que lo dispersan. En períodos de activa turbulencia, el componente regional afecta seriamente la dispersión.

Considerando los tres componentes antes mencionados, resulta sumamente complejo crear un modelo matemático para explicar lo que ocurre con el transporte de polen en una planicie (Faegri e Iversen, 1989; Traverse, 1988).

Los procesos de depósito en lagos son mucho más complicados que las condiciones terrestres. En los lagos, existe resedimentación interna debido a los procesos intrínsecos del lago y redeposito por el influjo de polen acarreado por el agua de ríos. Así, se tienen elementos integrados de la lluvia polínica, a través del tiempo y del espacio. En lagos donde no existe influjo de arroyos, la proporción del polen autóctono (producido localmente) varía inversamente al tamaño de la cuenca (Jacobson & Bradshaw 1981 *In*: Traverse, 1988). En el caso de estudios con polen terciario, los espectros palinológicos reflejan cambios en las condiciones climáticas por un lado y por otro lado, su representatividad polínica está influenciada por los sistemas de transporte, erosión, ambientes de depósito, diagénesis y eventos geológicos complejos como lo son la tectónica y el vulcanismo.

6. ÁREAS DE ESTUDIO

Durante esta investigación se realizaron prospecciones palinológicas en diferentes secciones de la Formación Cuayuca ubicadas en seis localidades que se detallan en el cuadro 1. El acceso a ellas es fácil, las carreteras y poblados cercanos se precisan en la figura 3.

Cuadro 1. Localidades donde se realizaron prospecciones palinológicas. Georreferenciación con GPS(*).

LOCALIDAD	LATITUD NORTE	LONGITUD OESTE	ALTITUD
A. Cuayuca*	18°32'52''	98°41'59''	1057 m.s.n.m.
B. Lagunillas de Rayón*	18°29'26''	98°41'40''	1052.7 m.s.n.m.
C. Escape de Lagunillas			
a. Cantera Tepatola*	18°29'45''	98°39'36''	1693.3 m.s.n.m.
b. Cantera base*	18°29'48''	98°39'42''	1074.6 m.s.n.m.
D. Cayahuacán	18°34'	98°42'	-
E. Ixtatlala	18°36'	98°42'	-
F. Ixtlilco el Chico – Ixtlilco el Grande*	18°31'49''	98°49'59''	1078.6 m.s.n.m.
G. Izúcar de Matamoros*	18°36'41''	98°29'23''	1324.5 m.s.n.m.
H. Sección cercana a Tepalcingo*	18°34'20''	98°49'38''	1109.6 m.s.n.m.

Las localidades de *Cuayuca*, *Lagunillas de Rayón*, *Escape de Lagunillas*, *Cayahuacán* e *Ixtatlala* se encuentran dentro del municipio de Chietla en el estado de Puebla (fig. 3).

El municipio Chietla se ubica entre los paralelos 18°26'00'' y 18°36'00'' de latitud norte y los 98°31'24'' y 98°42'36'' de longitud oeste. La zona es muy accidentada con elevaciones que alcanzan los 1,500 metros de altitud. El clima de Chietla es Aw (w) (i') g w'' cálido con lluvias en verano, temperatura media anual entre los 24°C, con poca oscilación de temperaturas medias mensuales entre 5° y 7°, temperatura del mes más frío mayor a los 18°C, precipitación promedio anual de 813.2 mm y precipitación del mes más seco menor a 10 mm. El tipo de vegetación característico es selva baja caducifolia, por otro lado corresponde a la provincia fisiográfica "Sierra Madre Oriental" (García, 1988; INEGI, 2000; Secretaría de Gobernación, 1988a).

Izúcar de Matamoros corresponde al municipio del mismo nombre en Puebla. El municipio Izúcar de Matamoros se ubica al suroeste de Puebla entre los paralelos 18°22'06''

y 18°42'18" de latitud norte y los meridianos 98°19'18" y 99°33'24" de longitud oeste. Al oeste y noroeste del municipio de Izúcar se presenta un relieve plano con una elevación promedio de 1,300 msnm, mientras que de norte a sur el terreno es característicamente abrupto con altitudes hasta de 1,500 msnm. Existen dos climas en Izúcar de Matamoros, uno de ellos es A (C) w₀ (w) semicálido subhúmedo con lluvias en verano; temperatura media anual de 22°C; la temperatura del mes más frío es de mayor de 18°C; precipitación promedio anual de 856.7 mm y precipitación del mes más seco menor a 10 mm. También se presenta el clima Aw₀ (w) clima cálido subhúmedo con lluvias en verano; temperatura media anual mayor de 22°C; temperatura del mes más frío mayor de 18°C; precipitación del mes más seco menor de 60 milímetros. Presenta "sequía de verano", es decir, una pequeña temporada menos lluviosa durante el verano. La vegetación característica de este municipio es la selva baja caducifolia. Además corresponde a la provincia fisiográfica de la "Sierra Madre Oriental" (García, 1988; INEGI, 2000 y Secretaría de Gobernación, 1988a).

Las secciones de *Tepalcingo e Ixtlilco el Chico-Ixtlilco el Grande* pertenecen al municipio Tepalcingo, en el estado de Morelos (fig. 3). El municipio de Tepalcingo se localiza al sureste del estado, entre los paralelos 18°36' de latitud Norte y 98°52' de longitud oeste, a 1,100 metros sobre el nivel del mar. El clima es Aw₀ (w) (i') g w'' cálido con lluvias en verano, temperatura media anual entre los 18° y 22°C, con poca oscilación de temperaturas medias mensuales entre 5° y 7°, temperatura del mes más frío mayor a los 18°C, precipitación promedio anual de 864.5, precipitación del mes más seco menor a los 10 mm. La vegetación característica es selva baja caducifolia y pastizal inducido. El Municipio de Tepalcingo se encuentra dentro de la provincia fisiográfica "Eje neovolcánico" y en la subprovincia "sur de Puebla" (García, 1988; Secretaría de Gobernación, 1988b; Secretaría de Programación y Presupuesto, 1981).

7. MÉTODO Y TÉCNICA

7.1 Trabajo de campo

Con la finalidad de tener un muestreo amplio que permitiera realizar un estudio sistemático de la Formación Cuayuca, se llevaron a cabo prospecciones palinológicas en diferentes localidades (Tabla 1), incluyendo un total de 15 secciones. En las distintas localidades se procedió a medir y esquematizar cada sección en la libreta de campo, además se registró el nivel específico donde se tomó cada muestra. Las muestras de roca fresca, tomadas a diferentes niveles, fueron colocadas en bolsas individuales de plástico con un número de colecta, registrado también en la libreta de campo con los datos pertinentes (localidad, nombre de la sección, número de muestra, litología, fecha y nivel en la sección). Aunado a lo anterior, se tomaron datos de georreferenciación con GPS así como fotografías de las áreas prospectadas.

Los afloramientos muestreados corresponden en su gran mayoría a las facies Mcy (yesos), aunque en menor cantidad existen también secciones de las facies Mcc (conglomerado-limo fino) y Mc (caliza-pedernal-marga). Tanto las facies Mcc como la Mcy tienen como unidad infrayacente al Grupo Balsas y están localizados al norte y sur respectivamente de la ciudad de Cuayuca (Fries, 1966).

Por otro lado, se muestreó una gran sección correspondiente a la facie Mc, localizada al sur de Tepalcingo, en donde la unidad infrayacente corresponde al Grupo Ixtlilco (Fries, 1966).

De esta manera, se cubrió un amplio radio de la paleocuenca Cuayuca, lo cual permitirá realizar comparaciones más precisas sobre las diferentes facies. En el apartado 8.1 se describen todas las secciones, se les agrupa de acuerdo a la localidad, además, en cada sección se incluye la litología de cada muestra, siguiendo un orden cronológico ascendente por posición estratigráfica de la base a la cima de la sección.

7.2 Técnica de laboratorio

Las muestras fueron llevadas al laboratorio de Palinología del Instituto de Geología de la UNAM, en donde inicialmente fueron registradas en la libreta “Serie Pb” para asignarle un número de catálogo dentro de la colección palinológica del IGLUNAM.

Posteriormente, se maceraron y se procesaron siguiendo la técnica convencional de extracción de palinomorfos (Martínez-Hernández *et al.*, 1980b), la cual se describe a continuación:

- a) Cada muestra se tritura en su totalidad con la ayuda de un mortero hasta obtener fragmentos de alrededor de 5 mm.
- b) De la mezcla triturada, se pesa de manera aleatoria 30 g de muestra, para ser sometida al proceso químico.
- c) Se agregó ácido clorhídrico al 10%, manteniendo la muestra 24 horas en dicha solución para eliminar los carbonatos.
- d) Se lava la muestra con agua destilada hasta neutralizar, es decir, hasta obtener un pH de 7.
- e) Posteriormente se agregó ácido fluorhídrico al 100% para eliminar silicatos y se mantuvo la muestra con este reactivo durante 24 horas. En aquellas muestras donde se presentó un gran calentamiento producto de la reacción, se agregó agua destilada para controlar la temperatura.
- f) Lavado de la muestra con agua destilada hasta neutralizar.
- g) Luego se procedió a la oxidación de la materia orgánica agregando solución Shultz (mezcla salurada de ácido nítrico y clorato de potasio) durante 3 minutos. Cabe mencionar que algunas muestras se sometieron a la acetólisis (anhídrido acético y ácido sulfúrico en proporción 9:1) excluyéndose, en estos casos, el proceso Shultz.
- h) Lavado de la muestra con agua destilada hasta neutralizar (en el proceso Shultz). En el caso de muestras acetolizadas se detuvo la reacción con ácido acético, lavándose la muestra dos veces con ácido acético y posteriormente se lavó con agua destilada hasta neutralizar.

- i) Separación de la materia orgánica por densidad, para lo cual se empleó bromuro de zinc a una densidad de 1.95, disuelto en agua y en cantidad suficiente, se agitó vigorosamente y luego se centrifugó durante 10 minutos a 1,500 rpm.
- j) El sobrenadante que contenía la materia orgánica fue decantado en un nuevo tubo y lavado con HCl al 10% con el propósito de abatir la densidad.
- k) Lavado de la muestra con agua destilada hasta neutralizar.
- l) Se decantó el agua y se procedió a la elaboración de laminillas permanentes. El sedimento (que contenía los palinomorfos) fue homogenizado con una pipeta, luego se colocó una gota de dicho sedimento sobre un cubreobjetos junto con una pequeña cantidad de hidroxietilcelulosa (HEC), los cuales fueron mezclados y distribuidos sobre toda la superficie. Inmediatamente, el cubreobjeto fue secado con la ayuda de una plancha eléctrica a temperatura menor de 25° C.
- m) Más tarde, se agregó bálsamo de Canadá como medio de montaje permanente y se colocó el portaobjetos. Todas las preparaciones se etiquetaron debidamente con su número de catálogo.
- n) Finalmente se procedió al secado de las laminillas en la estufa, proceso que duró un tiempo mínimo de 20 días.

7.3 Análisis palinológico

Estudio palinológico cualitativo: implicó la revisión de laminillas bajo el microscopio óptico, con objetivo de 100 X y empleando técnica de luz normal y contraste de fases. Los palinomorfos fueron descritos, medidos, y posteriormente se determinaron empleando como base estudios palinológicos de cuencas terciarias de Norteamérica y Centroamérica (Frederiksen, 1988; Tschudy y Van Loenen, 1970; Elsik, 1974; Elsik y Dilcher, 1974; Graham, 1987; Graham y Jarzen, 1969, entre otros).

Descripciones palinológicas: el presente trabajo comprendió el estudio de la taxonomía de polen y esporas terciarias. En los estudios palinológicos sobre el Terciario, es necesario emplear conjuntamente los sistemas de clasificación artificial y natural (Martin, 1997).

Generalmente, en el sistema de clasificación de las plantas fósiles cada taxon (*p. ej.* morfogénero) se define por características morfológicas, ya que resulta difícil encontrar la planta completa, así que sólo es posible utilizar morfotaxa y un sistema de clasificación artificial ó parataxonómico (Pocknall y Mildenhall, 1984; Traverse, 1996). Los morfogéneros, siempre fósiles, por lo general abarcan un solo tipo de órgano ó parte vegetal (*p. ej.* polen y esporas), que puede pertenecer asimismo a diferentes géneros o taxa de mayor categoría biológica (Weber, com. pers., 2005).

Con base en lo anterior, los nombres científicos se citan de acuerdo a una clasificación artificial empleando aquellos que constituyen “morfogéneros” cuyas diagnosis se presentan en los catálogos de Jansonius y Hills (1976), Davies (1985), Burden y Hills (1989), así como diversas publicaciones que se citan en el texto, las cuales fueron revisadas con la finalidad de asignar correctamente los datos nomenclaturales. Sólo en aquellos casos donde se carece de registros fósiles previos, pero de acuerdo a las características morfológicas del polen, éste tiene una clara afinidad con una familia y/o género reciente, se le cita como un “Tipo”, empleando la nomenclatura actual, es decir, el sistema de clasificación natural.

En el estudio taxonómico, resultaron esenciales las descripciones morfológicas detalladas, ya que con ellas se realizaron comparaciones paleopalinológicas entre la flora terciaria de México, Norteamérica, Centroamérica y Sudamérica. En este sentido, se llevaron a cabo revisiones bibliográficas para conocer los registros previos, incluyendo la(s) formación(es) y edades, lo cual permitió determinar los taxa índices de valor cronoestratigráfico.

Los parámetros empleados en las descripciones palinológicas comprenden el siguiente formato general: asociación, polaridad, simetría y forma, tipo de abertura, tipo de exina, así como detalles de la ornamentación. Cuando se detalla el arreglo particular que tuvieron las columelas debajo del tectum, se hace referencia a un “patrón”. Por último, se registran los datos sobre dimensiones del eje polar (E.P.), del eje ecuatorial (E.E.), eje ecuatorial menor (E.e.) o diámetro (D), especificándose el número de especímenes medidos solo cuando se trata de 2 o más. Con la finalidad de tener un acervo debidamente sistematizado de la palinoflora de la Formación Cuayuca, todos los datos descriptivos de

cada taxón fueron almacenados en tarjetas de catálogo, donde se realizaron esquemas y se anexaron microfotografías que detallan las aberturas y la ornamentación de la exina.

Las descripciones palinológicas incluyen además, la representatividad de las diferentes especies dentro de cada muestra, la(s) sección(es) y la(s) muestra(s) donde fueron recuperados (número de preparación y coordenadas).

Además, con la finalidad de poder interpretar los tipos de comunidades vegetales presentes en las asociaciones estudiadas, se les asignó a los taxa fósiles sus representantes modernos (afinidad botánica). En algunos casos, se anexan comparaciones, observaciones y los registros geocronológicos con los que se cuenta.

Los palinomorfos indeterminados de Monocotiledóneas fueron agrupados en los siguientes morfogéneros: *Monosulcites* (monosulcados), *Retimonosulcites* (monosulcados-reticulados), *Echimonocolpites* (monosulcados equinados) y por otro lado se describen los morfogéneros de las dicotiledóneas: *Tricolpites* (tricolpados), *Retitricolpites* (tricolpados-reticulados), *Retitricolporites* (tricolporados-reticulados), *Equitricolporites* (tricolporado-equinado) y *Verrutricolpites* (tricolpado-verrugado).

Análisis cuantitativo: comprendió el conteo de palinomorfos determinados e indeterminados en las diferentes muestras, y los resultados fueron capturados en las hojas de cálculo del programa Tilia Graph para la elaboración de gráficas de los conjuntos palinológicos de cada sección. Todas las gráficas muestran los conteos totales, solo en aquellas muestras con más de 100 palinomorfos se calcularon los porcentajes y se graficaron de manera independiente.

Datos semi-cuantitativos: se realizó un listado paleoflorístico general que resume los conjuntos paleopalínológicos de todas las secciones. La lista de palinomorfos incluye una simbología que indica la cantidad de especímenes encontrados: **único** (+) = 1; **raro** (□) = 2-4; **común** (✕) = 5-20; **frecuente** (○) = 21-70; **abundante** (⊙) = 70-100; **dominante** (●) = >100 (modificado de El Beialy, 1998 por Ramírez-Arriaga *et al.*, en prensa).

Análisis de simplicidad de endemismos (PAE: "parsimony analysis of endemismos"): Este método biogeográfico fue desarrollado por Rosen (1988), se caracteriza por asociar áreas con base en sus taxones compartidos mediante el empleo de un algoritmo de

parsimonia. Así, se obtienen cladogramas donde las agrupaciones se basan en sus relaciones históricas (Crisci, 2001; Crisci *et al.* 2003; Morrone, 2004; Morrone y Crisci, 1995; Luna y Alcántara, 2003).

Los programas cladísticos empleados fueron WINCLADA (Nixon, 2002) y NONA (Goloboff, 1993) con los cuales se realizó un análisis heurístico. El método heurístico permite realizar búsquedas concienzudas de las hipótesis más parsimoniosas con un alto grado de confianza. Para llevar a cabo este análisis se elaboró una matriz de datos, donde las terminales se ubicaron en los renglones y corresponden, en este caso particular, a las secciones o formaciones. En las columnas se registran los caracteres, los cuales equivalen a los palinomorfos determinados a nivel de género o especie.

Los estados de carácter fueron de tipo binario, codificándose con (0) las ausencias y con (1) las presencias. Además, se incluyó una formación o sección hipotética codificada con ceros para enraizar cada cladograma. En cada matriz se excluyeron las autapomorfías, es decir los taxa encontrados exclusivamente en una sola área. Así, por medio del método heurístico aplicado con 500 repeticiones y retención de 10 árboles en cada una de ellas se obtuvieron los cladogramas, expandiendo la memoria a 10,000 árboles y haciendo TBR “Tree Bisection and Reconnection”. En los casos donde se obtuvieron dos o más árboles igualmente parsimoniosos, se procedió a obtener el árbol de consenso estricto.

Una vez obtenidos los cladogramas, se verificó que las agrupaciones estuvieran apoyadas por presencias de palinomorfos, eliminándose las ausencias que definen las asociaciones, las cuales se presentaron escasamente.

Finalmente, las paleocuecas terciarias ubicadas en un mapa, se relacionaron con base en el cladograma obtenido.

8. RESULTADOS

8.1 Litoestratigrafía

A continuación se detalla la litología de las secciones prospectadas en las distintas localidades:

SAN ANTONIO DE CUAYUCA:

I. Sección Cantera principal de Cuayuca (Mcy, fig. 4)

Sección de 25 metros, predominantemente de yesos con finas intercalaciones de lutitas, donde se colectaron 4 muestras.

Pb-9139	Limolita blanco-amarillenta mezclada con yeso
Pb-9138	Limolita blanco-amarillenta mezclada con yeso
Pb-9137	Limolita blanco-amarillenta mezclada con yeso
Pb-9136	Limolita blanco-amarillenta mezclada con yeso

II. Sección Cantera "A" – Cuayuca (Mcy, fig. 4)

Cantera de 36 m de altura, en la cual se tomaron seis muestras

Pb-9334	Yeso sucio con limolitas
Pb-9335	Argilita verde olivo
Pb-9336	Limolita verde olivo oscuro
Pb-9337	Limolita café oscuro
Pb-9338	Argilita – limolita café oscuro
Pb-9339	Limolita verde claro
Pb-9340	Limolita verde olivo con yesos
Pb-9341	Limolita pardosa entre los yesos
Pb-9342	Limolita pardosa entre los yesos

III. Sección Cantera "B" – Cuayuca (Mcy, fig.5)

Cantera de 13 metros de altura en la cual se tomaron dos muestras

Pb-9343	Yesos sucios con limolita gris
Pb-9344	Yesos sucios con limolita gris

LAGUNILLAS DE RAYÓN:

IV. Sección Lagunillas de Rayón (Mcy, fig. 5)

Sección de 14.2 metros en donde se observa la presencia de material evaporítico, intercalado con rocas sedimentarias clásticas. En esta sección existe dominancia de yesos intercalados con limolitas, de estas últimas se tomaron 6 muestras.

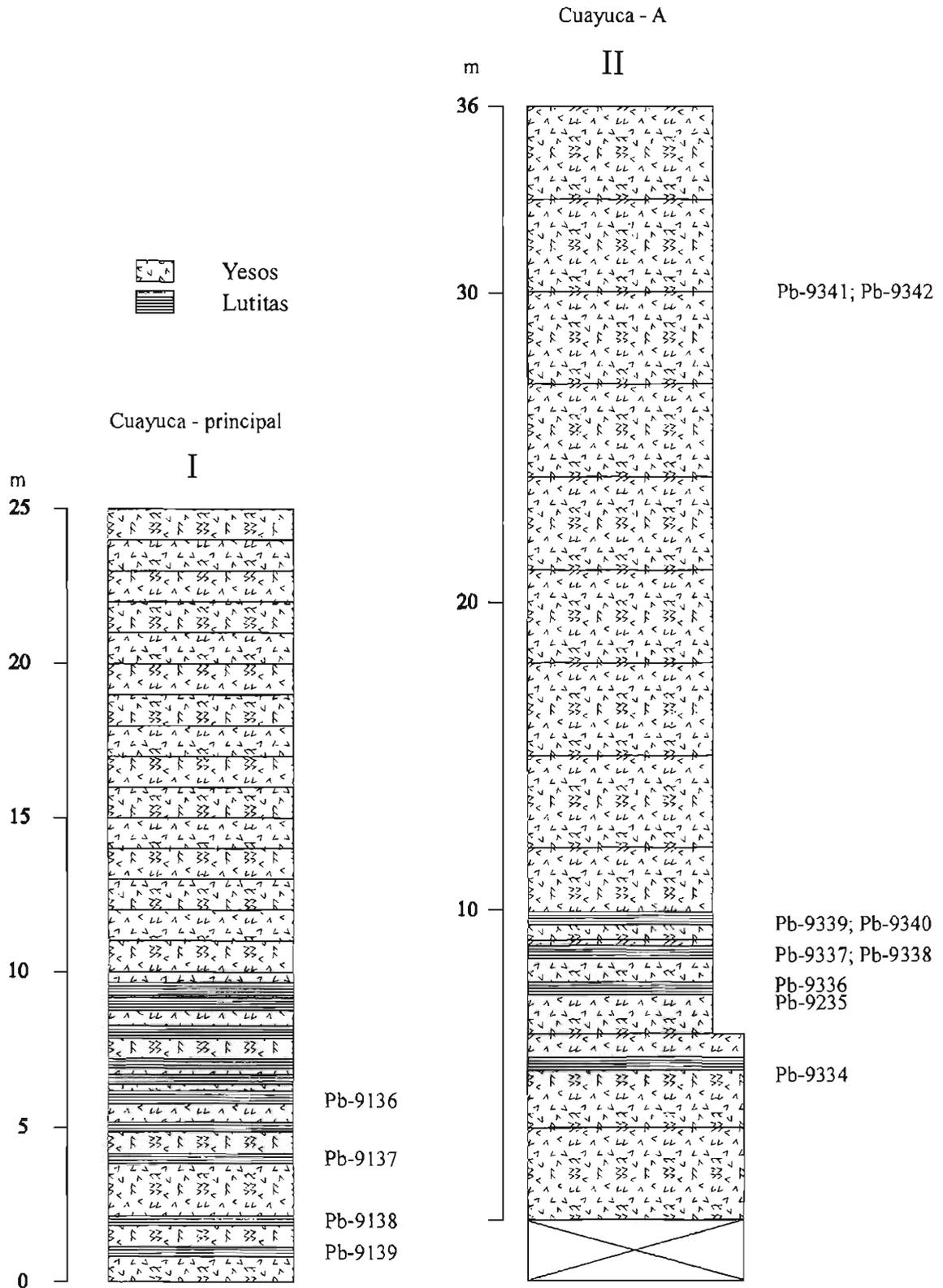
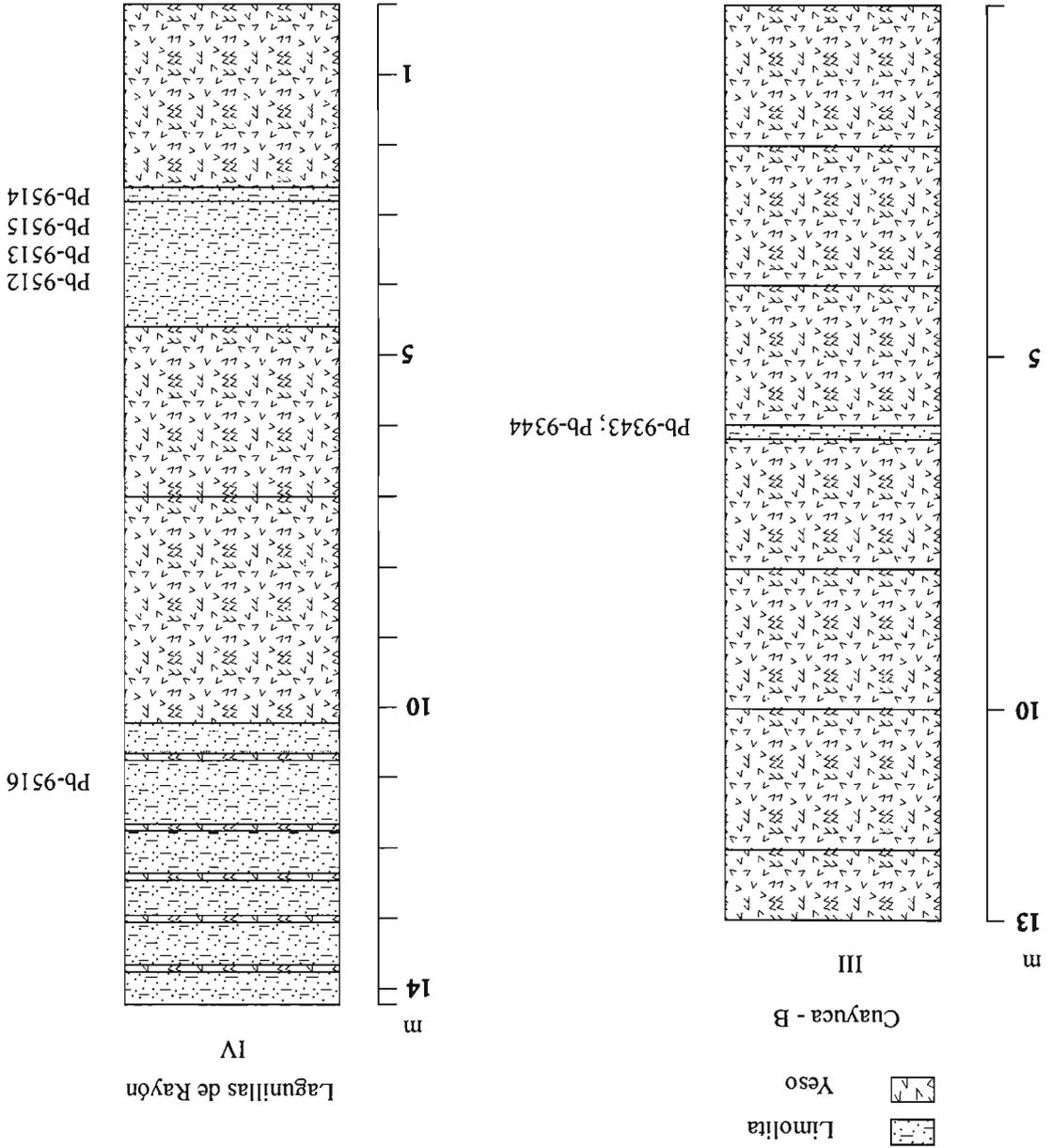


Figura 4. Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: Sección Cantera Principal (I), y Sección Cantera A (II), en Puebla.

Figura 5. Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: Sección Cantera B (III), y Sección Estratigráfica de Lagunillas de Rayón (IV), Puebla.



Pb-9514	Limolita verdosa finamente laminada
Pb-9515	Limolita beige finamente laminada
Pb-9513	Limolita parda finamente laminada
Pb-9512	Limolita parda finamente laminada
Pb-9516	Limolita pardo-verdosa finamente laminada

V. Sección Tzompahuacan (Mcy, fig. 6)

Sección de 14 metros con dominancia de yesos, presenta intercalaciones de selenitas hacia la base e intercalaciones de lutitas y limolitas hacia la cima. En esta sección se tomaron 6 muestras.

Pb-9143	Luita pardo-amarillenta suprayaciendo selenitas
Pb-9144	Marga verde amarillenta finamente laminada supra e infrayaciendo selenitas
Pb-9140	Lutita pardo-amarillenta
Pb-9141	Lutita pardo-amarillenta
Pb-9142	Lutita verde-amarillenta finamente laminadas
Pb-9145	Limolita verde-amarillenta mezclada con yeso

VI. Sección Lagunilla (Mcy, fig. 6)

Sección de 14 metros, con dominancia de yesos hacia la base y dominancia de limolitas hacia la cima, en esta localidad se tomaron 5 muestras

Pb-9146	Limolita verde-amarillenta mezclada con yesos
Pb-9147	Limolita verdosa mezclada con yesos
Pb-9148	Limolita verde-amarillenta finamente laminada
Pb-9149	Marga verdosa mezclada con yeso
Pb-9150	Lutita con finas láminas de yeso

ESCAPE DE LAGUNILLAS:

VII. Sección base de Escape de Lagunillas (Mcy, fig. 6)

Sección de 8 metros de altura con dominancia de yesos y alternancia de limolitas. Se tomaron un total de cinco muestras.

Pb-9522	Limolita café de apariencia granular
Pb-9523	Limolita beige finamente laminada con intercalaciones de yeso
Pb-9524	Limolita beige laminada
Pb-9525	Limolita verdosa con intercalación de yeso
Pb-9526	Limolita café amarillenta

VIII. Sección cantera Tepatola (Mcy, fig. 6)

En la cantera Tepatola se midió una sección que presenta abundancia de evaporitas hacia la base, mientras que hacia la cima se presentan limolitas. El total de la columna fue de 15.6 metros y se tomaron 4 muestras en la parte superior.

Pb-9518	Limolita beige laminada
Pb-9519	Limolita verdosa finamente laminada
Pb-9520	Limolita beige finamente laminada
Pb-9521	Limolita con yeso intercalado y de apariencia granular

CAYAHUACÁN:**XIV. Sección "Mcc" – Camino Cuayuca – Cayahuacán (Mcc, fig. 7)**

Sección de 2 metros, en la cual se muestreó la parte superior: Pb-9345 y Pb-9346 como se aprecia en la columna. La columna presenta exclusivamente limonitas.

Pb-9345	Limolita deleznable pardo-oscura
Pb-9346	Limolita deleznable pardo-clara

IXTATLALA:**XV. Sección Ixtatlala (Mcc, fig. 7)**

Se tomaron dos muestras una en la parte baja de la sección (Pb-9347) y otra en la parte superior (Pb-9348). Esta columna está caracterizada exclusivamente por limolitas.

Pb-9347	Limolita fina pardo-verdosa
Pb-9348	Limonita amarillento-verdosa

CAMINO IXTLILCO EL CHICO – IXTLILCO EL GRANDE:**XIII. Sección Ixtlilco el Chico – Ixtlilco el Grande (Mcc?, fig. 7)**

Esta sección de 6.3 metros se caracteriza por presentar exclusivamente material siliciclástico de origen aluvial. En la columna se presentan alternancias de limolitas y areniscas, así como conglomerados. Por último en ciertos niveles se destaca la presencia de areniscas con estratificación cruzada. El muestreo se inició cerca de la base en donde se tomaron tres muestras de lutitas y también se observó la presencia de hojas fósiles.

Pb-9510	Limolita beige con restos de hojas
Pb-9509	Limolita parda poco compactada
Pb-9511	Limolita parda laminada

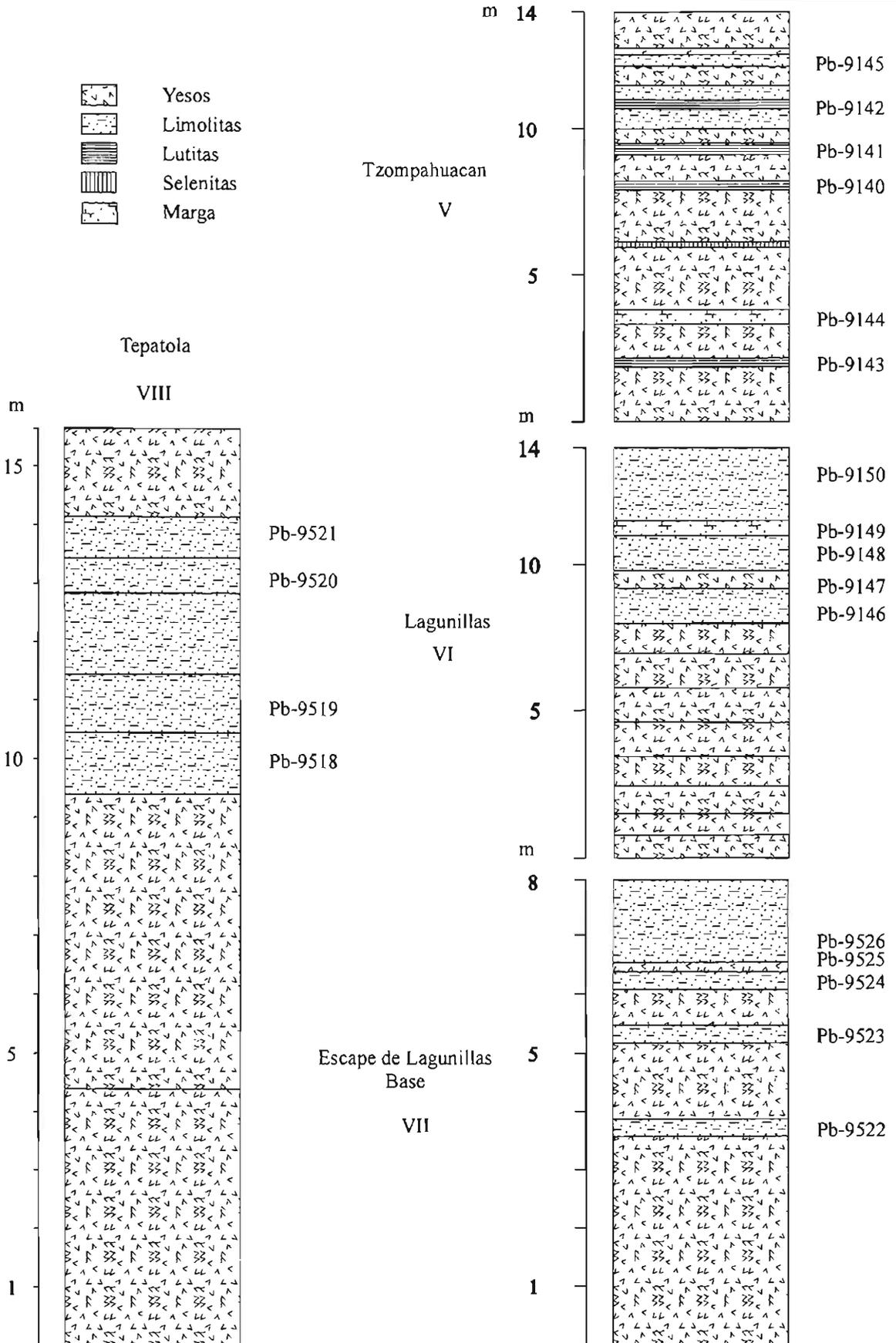


Figura 6. Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: Sección Tzompahuacan (V), Sección Lagunillas (VI); Sección base Escape de Lagunillas (VII) y Sección Cantera Tepatola (VIII).

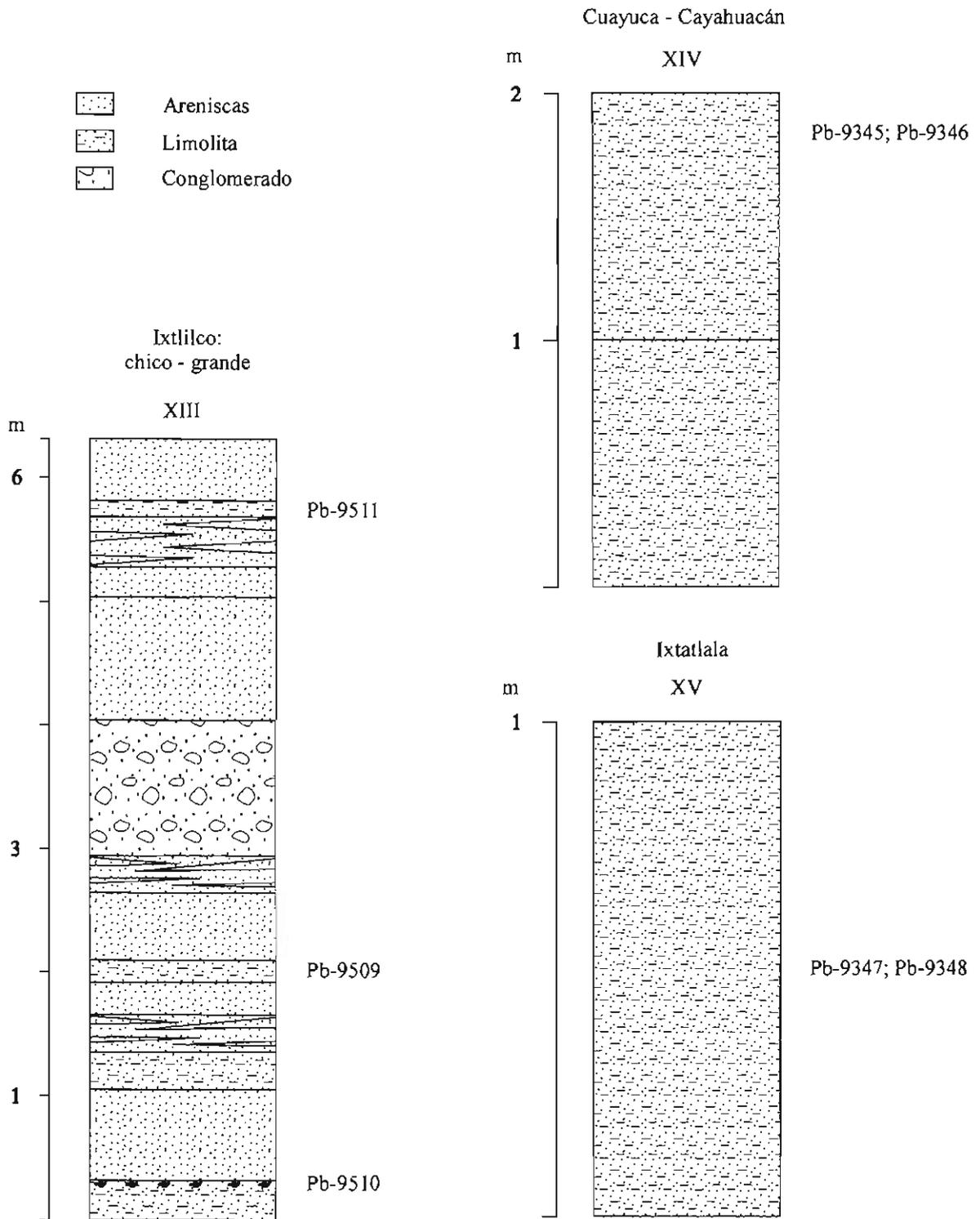


Figura 7. Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: Sección Ixtlilco el chico - Ixtlilco el grande (XIII); Sección Camino Cuayuca-Cayahuacán (XIV) y Sección Ixtatlala (XV).

IZÚCAR DE MATAMOROS:**IX. Sección bloque caído, “Cerro el Calvario”, primera cantera de Amatitlán (Mcy, fig. 8)**

Sección de 8 metros, con abundancia de yesos e intercalaciones de limolitas y margas, en esta sección se colectaron 17 muestras.

Pb-8871	Lutita verde olivo finamente laminada
Pb-8888	Lutita verde olivo mezclada con yeso
Pb-8872	Lutita pardo-verdosa finamente laminada
Pb-8873	Lutita verde olivo finamente laminada
Pb-8889	Lutita verde olivo
Pb-8890	Limolita blanco-amarillenta
Pb-8875	Argilita orgánica quebradiza
Pb-8869	Marga amarillento-verdosa
Pb-8870	Marga deleznable amarillo-verdosa
Pb-8891	Yeso blanco-parduzco
Pb-8868	Limolita verde claro
Pb-8874	Limolita verde claro, pardusca
Pb-8892	Limolita verde claro con yesos
Pb-8893	Limolita blanco-amarillenta finamente laminada
Pb-8894	Limolita verde-pardusca con yesos
Pb-8895	Limolita pardo-amarillenta

X. Sección bloque levantado, “Cerro el Calvario”, primera cantera de Amatitlán (Mcy, fig. 8)

Sección de 40 metros, presenta predominantemente yesos y hacia la base intercalaciones de limolitas y selenitas. Se tomaron 3 muestras.

Pb-8896	Lutita con finas láminas de yeso
Pb-8897	Limolita verde olivo con yeso
Pb-8898	Limolita parda con yeso

XI. Sección segunda cantera de Amatitlán, Izúcar de Matamoros (Mcy, fig. 9)

Sección de una cantera de yesos, hacia la base presenta selenitas y limonitas. Se tomaron cuatro muestras para análisis paleopalinológico.

Pb-8899	Lutita verde-amarillento laminada
Pb-8900	Limolita amarillenta
Pb-8901	Limolita amarillenta
Pb-8902	Arenisca verde-amarillenta con intercalaciones de yeso

TEPALCINGO:**XII. Sección Tepalcingo (Mc, fig. 9)**

Cercano a la ciudad de Tepalcingo se encuentra hacia el este de un lomerío el cual había sido catalogado por Fries (1966) como perteneciente a la Fm. Cuayuca. En esta localidad se tomaron muestras a diferentes niveles de un cerrito y la sección completa podría corresponder a 40 metros aproximadamente y se tomaron 11 muestras en total.

Pb-9528	Arenisca fina gris
Pb-9529	Limolita verdosa
Pb-9530	Limolita verdosa
Pb-9531	Arenisca fina verdosa con intercalaciones de cuarzo
Pb-9532	Limolita verdosa
Pb-9533	Limolita verdosa laminada
Pb-9534	Pedernal café oscuro
Pb-9535	Pedernal café
Pb-9536	Limolita amarillo-verdosa
Pb-9537	Pedernal café oscuro
Pb-9538	Pedernal beige

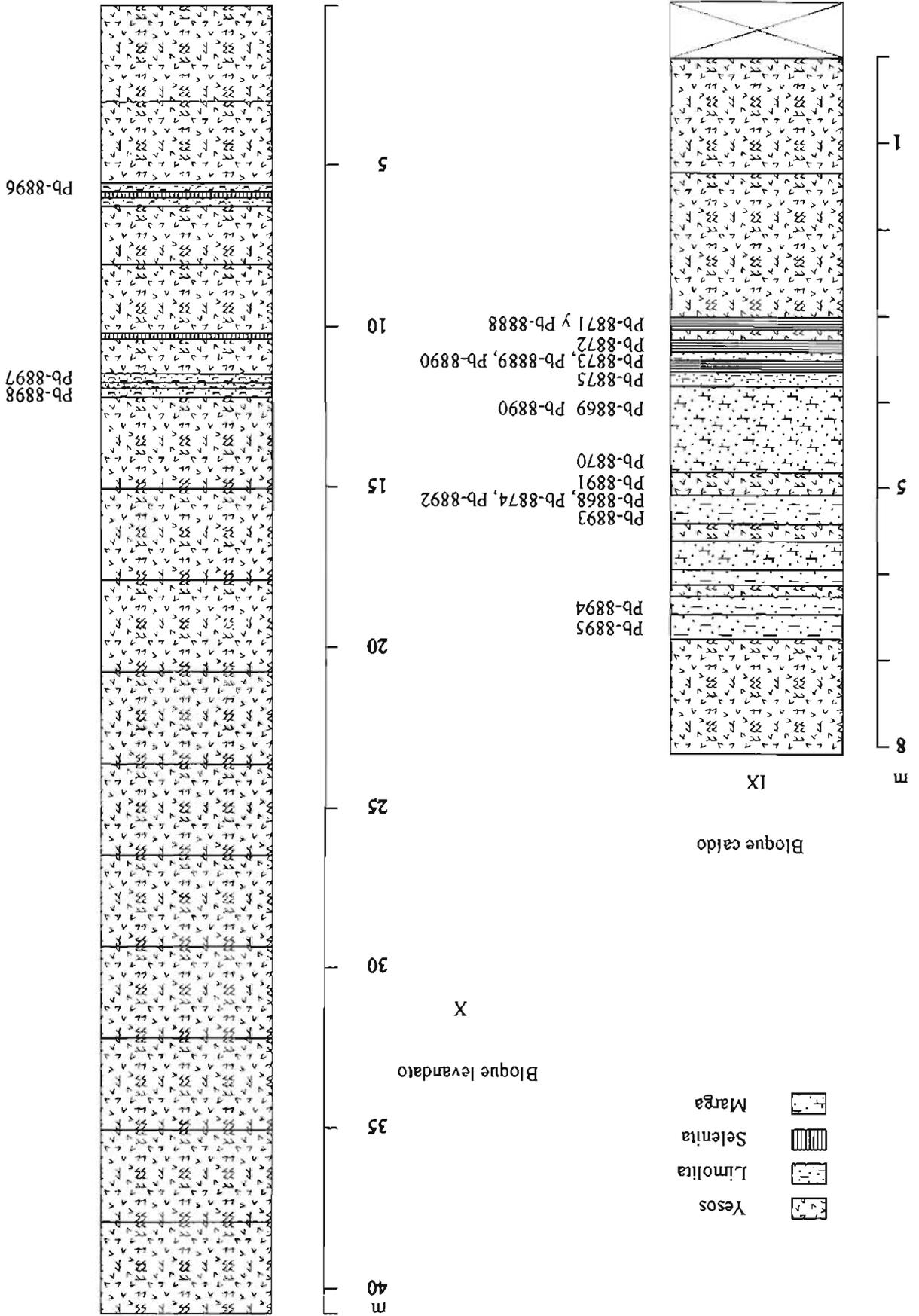
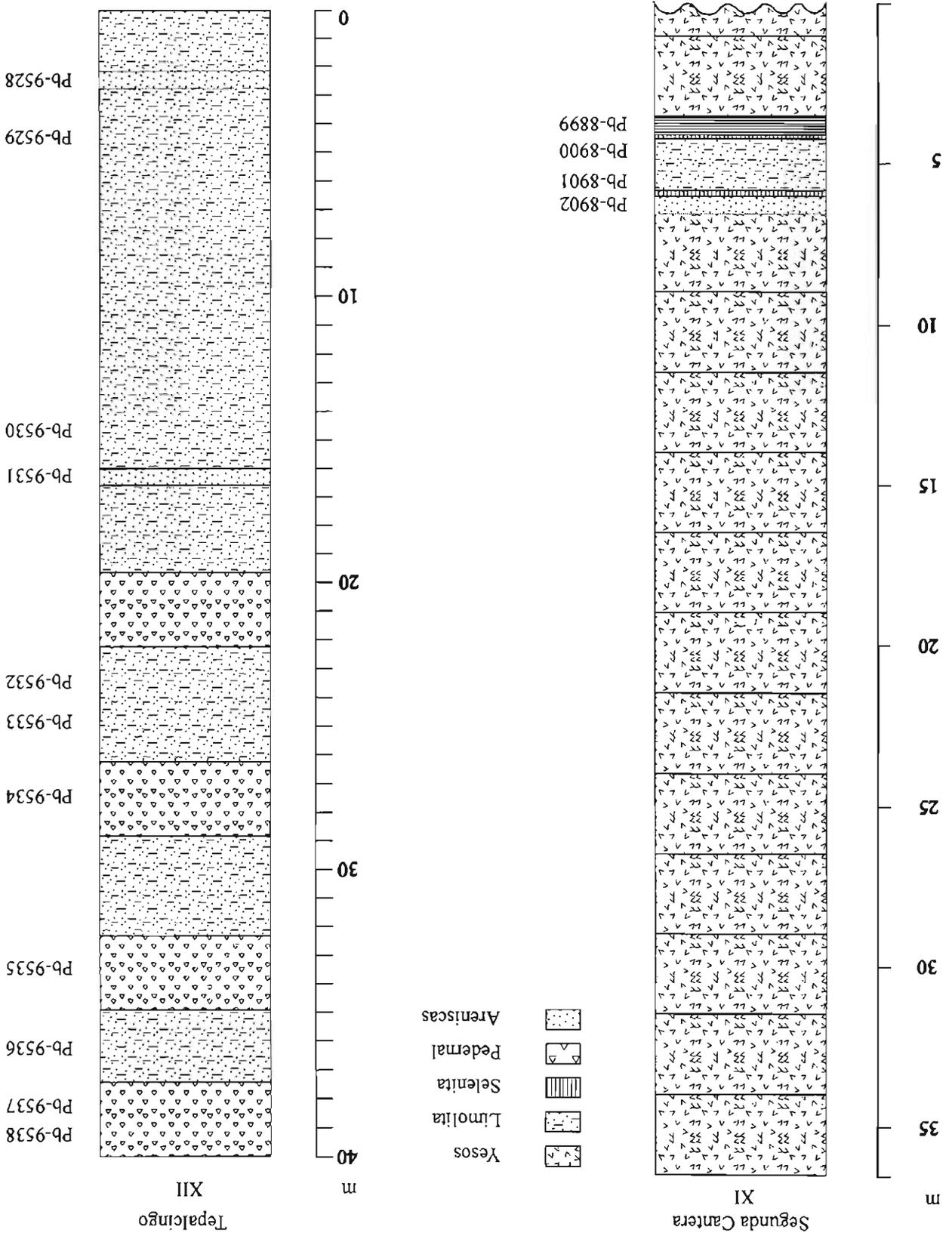


Figura 8. Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: sección bloque caído (LX) y sección bloque levantado (X), Cerro el Calvario, primera cantera de Amatlilán, Izúcar de Matamoros, Puebla.

Figura 9. Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca: segunda cantera de Amatitán (XI), Cerro el Calvario, Izúcar de Matamoros y Sección Tepalcingo (XII).



8.2 Descripciones sistemáticas de palinomorfos

Inicialmente se presenta una lista taxonómica de las especies descritas, agrupándolas con base en las aberturas. Sin embargo, con la finalidad de llevar a cabo búsquedas rápidas de las descripciones palinológicas, se optó por seguir un orden alfabético por taxón dentro de las mayores agrupaciones: esporas de Pteridofitas y Briofitas, Gimnospermas y Angiospermas (Monocotiledóneas y Dicotiledóneas). Al final se describen los palinomorfos indeterminados de monocotiledóneas y dicotiledóneas.

LISTA TAXONÓMICA DE PALINOMORFOS

*Taxa descritos

a. ESPORAS DE PTERIDOFITAS Y BRIOFITAS

a.1 Triletes

Camarozonosporites Pant ex Potonié 1956 emend. Klaus 1960

Cicatricosisporites dorogensis Potonié & Gelletich 1933* (Lámina 1: figs. 1-3) pp.47-48

Deltoidospora sp.* (Lámina 1: fig. 4) pp.48-49

Foveotriletes sp.* (Lámina 1: figs. 5-7) pp.49-50

Leiotriletes sp.

Leptolepidites sp. * (Lámina 1: fig. 10) pp.50-51

Lusatisporis dettmannae (Drugg) Srivastava 1972* (Lámina 1: figs. 8-9) p.51

Retitriletes sp. * (Lámina 2: fig. 8) pp.51-52

Stereigranisporis aff. *granula* (Krutzsch & Sontag) Kedves 1982* (Lámina 2: figs. 1-3) pp.52-53

Undulatisporites sp.

Verrucingulatisporites sp. * (Lámina 2: fig. 4) p.53

a.2 Monoletes

Laevigatosporites sp.

Polypodiisporites cf. *favus* (Potonié) Potonié 1956* (Lám 2: fig. 5) p.54

Polypodiisporites sp. l * (Lámina 2: fig. 6) p.55

b. GRANOS DE POLEN

b.1 Gimnospermas

b.1.1 Bisacados

Piceapollis sp.

Pinuspollenites sp. * (Lámina 2: fig. 10) p.59

Pityosporites sp. * (Lámina 2: fig. 9) pp.59-60

b.1.2 Poliplicados

Ephedripites (Distachyapites) claricristatus (Shakmundes) Krutzsch 1970* (Lámina 2: figs. 14-15) pp.56-57

Ephedripites aff. *krempii* Kedves 1997* (Lámina 2: fig. 13) pp.57-58

Ephedripites aff. *viesenensis* Krutzsch 1961* (Lámina 2: figs. 11-12) p.58

Ephedripites sp.1* (Lámina 2: fig. 7) pp.58-59

b.1.3 Inaperturados

Complejo *Cupressacites* Bolkhovitina 1956 / *Taxodiaceapollenites* Kremp 1949 ex Potonié 1958* (Lámina 2: fig. 16) p.56

b.2 Angiospermas

b.2.2 Monocotiledóneas

b.2.2.1 Sulcados

Arecipites sp.* (Lámina 3: fig. 3) p.61

Echimonocolpites sp.* p.102

Liliacidites sp.1* (Lámina 3: fig. 5) p.63

Liliacidites sp.2* (Lámina 3: fig. 6) p.63

Liliacidites sp.3* (Lámina 3: fig. 14) p.64

Liliacidites sp.4* (Lámina 3: fig. 11) p.64

Liliacidites sp.5* (Lámina 3: fig. 12) pp.64-65

Liliacidites sp.6* (Lámina 3: fig. 7) p.65

Monocolpopollenites aff. *texensis* Nichols, Ames & Traverse, 1973* (Lámina 3: fig. 4) p.65

Monosulcites sp. 1* p.102

Tipo Commelinaceae

b.2.2.2 Porados

b.2.2.2.1 Monoporados

aff. *Aglaoreidia* Erdtman 1960 emend. Fowler 1971

Aglaoreidia pristina Fowler 1971* (Lámina 3: figs. 1-2) p.60

Graminidites Cookson 1947 ex Potonié 1960* (Lámina 3: fig. 10) pp.61-62

Tipo *Typha*

b.2.2.2.2 Periporados

Retiperiporites *(Lámina 6: figs. 15) p.102

b.2.2.3 Ulcerados

Tipo **Cyperaceae**

b.2.3 Dicotiledóneas

b.2.3.1 Colpados

b.2.3.1.1 Tricolpados

Tipo *Armeria* sp. * (Lámina 3: figs. 13, 18) p.67

Cupuliferoidaepollenites sp. * (Lámina 4: fig. 3) pp.72-73

Tipo **Gesneriaceae** (Lámina 4: fig. 6)

Tipo *Glycydendron** (Lámina 4: fig. 9) p.75

Tipo *Linum** (Lámina 4: figs. 22-23) p.79

Tipo *Lisianthus*

Platanoidites sp.

Psilatricolporites operculatus Van der Hammen & Wijmstra 1964*
(Lámina 5: fig. 9) pp.90-91

Retitricolpites sp.1* (Lámina 6: fig. 20) p.104

Retitricolpites sp.2* p.104

Retitricolpites sp.3* p.104

Retitricolpites sp.4* (Lámina 6: fig.25) p.104-105

Retitricolpites sp.5* p.105

Retitricolpites sp.6* (Lámina 6: fig. 2) p.105

Tricolpites sp. 1* (Lámina 6: fig. 21) p.103

Tricolpites sp. 2* p.103

Tricolpites sp. 3* (Lámina 6: fig. 16) p.103

Tipo *Valerianaceae** (Lámina 6: figs. 19, 23) pp.101-101

Verrutricolpites sp.* p.105

Tipo *Vitaceae** (Lámina 6: fig. 14) p.101

b.2.3.1.2 Estefanocolpados

Tipo *Labiatae*

b.2.3.1.3 Pericolpados

Lymingtonia sp. * (Lámina 4: fig. 10) pp.79-80

b.2.3.1.4 Sincolpados

Polyadopollenites sp.1* (Lámina 5: fig. 18) p.89

Sapindacidites sp. * pp.95-96

b.2.3.2 Tricolporoidados

Eucommia sp.* (Lámina 4: fig. 8) pp.73-74

Leguminosaepites sp.1* (Lámina 4: figs. 12-13) p.77

Quercoidites sp. (Lámina 5: fig. 15)

b.2.3.3 Colporados

b.2.3.3.1 Tricolporados

Bombacacidites sp.* (Lámina 3: fig. 9) pp.67-68

Equitricolporites sp.* p.107

Tipo *Euphorbiaceae*

Tipo *Fabaceae*

aff. *Landolphia** (Lámina 4: fig. 1) p.77

Leguminosaepites sp.2* (Lámina 4: figs. 14-15) pp.77-78

Leguminosaepites sp.3* (Lámina 4: figs. 19-20) p.78

Leguminosaepites sp.4* (Lámina 4: fig. 7) p.78

Leguminosaepites sp.5* (Lámina 4: figs. 11, 16) p.78

Margocolporites vanwijhei Germeraad, Hopping & Müller 1968*
(Lámina 5: fig. 5) p.83

Margocolporites sp.* (Lámina 5: fig. 20) pp.83-84

Mutisiapollis sp.* (Lámina 5: fig. 13) pp.86-87

Tipo **Meliaceae**

Tipo **Polygonaceae**

Psilatricolporites sp.1* (Lámina 5: fig. 16) pp.91-92

Retitricolporites sp.1* (Lámina 6: fig.20) p.106

Retitricolporites sp. 2* p.106

Retitricolporites sp. 3* p.106

Retitricolporites sp. 4 (Lámina 6: fig. 25)

Rhamnaceapollenites sp.* (Lámina 5: fig. 10) p.93

Rhoipites aff. ***aralioides*** Pocknall & Mildenhall 1984(Lámina 6: figs. 6-7) pp.93-94

Rugulitriporites sp.1* (Lámina 6: fig. 18) p.94

Rugulitriporites sp.2* (Lámina 6: fig. 10) pp.95

Salixpollenites sp.

Striatricolporites sp. 1* (Lámina 6: figs. 4, 9) p.96

Striatricolporites sp. 2* (Lámina 6: fig. 8) p.97

Striatricolporites sp. 3* (Lámina 6: fig. 3) p.97

Striatricolporites sp. 4* (Lámina 6: fig. 12) p.98

Tubulifloridites sp. * (Lámina 6: fig. 27) p.99

cf. ***Zonocostites**** (Lámina 6: fig. 1) p.101

b.2.3.3.2 Estefanocolporado

Polygalacidites sp.* (Lámina 6, fig. 5) p.90

b.2.3.3.3 Sincolporados

Myrtaceidites sp.* (Lámina 5: fig. 12) p.87

Favitricolporites sp.* (Lámina 4: fig. 4) pp.74-75

b.2.3.3.4 Perisincolporados

Malpighiaceoidites Takahashi & Jux 1989* (Lámina 5: figs. 2 y 7) pp.81

Perisyncolporites sp.*(Lámina 5: fig. 19) p.88

b.2.3.6 Porados

b.2.3.6.1 Diporado

Tipo ***Ficus*** (Lámina 4: fig. 5)

Tipo **Moraceae*** p.86

Tipo **Urticaceae**

b.2.3.6.2 Triporados

Caryapollenites sp.* (Lámina 3: fig. 16) p.68

Casuarinidites sp.* (Lámina 3: fig. 17) p. 69

Corsinipollenites sp. 1* (Lámina 3: fig. 21) p.71

Corsinipollenites sp. 2* (Lámina 3: fig. 20) pp.71-72

Corsinipollenites sp. 3* (Lámina 4: fig. 2) p.72

Intratiriporopollenites sp.* (Lámina 4: fig. 17) pp.75-76

Momipites coryloides Wodehouse 1933* (Lámina 5: fig. 3) pp.84-85

Momipites microcoryphaeus (Potonié) Nichols 1973* (Lámina 5: fig. 4) p.85

Momipites tenuipolus Anderson 1960* (Lámina 5: fig. 8) p.85-86

Tipo ***Sabicea**** (Lámina 6: fig. 22) pp.95-96

Thomsonipollis aff. ***sabinetownensis*** Elsik 1974* (Lámina 6: fig. 26) pp.98

b.2.3.6.3 Tetraporados-Pentaporados

Alnus vera (Potonié) Matín y Rose 1966* (Lámina 3: fig. 15) p.66

b.2.3.6.4 Pentaporados

Pterocaryapollenites sp. * p. 92

Ulmipollenites sp.* (Lámina 6: fig. 13) pp.100

b.2.3.6.5 Estefanoporados

Juglanspollenites sp. (Lámina 4: fig. 18)

Malvacipollis spinulosa Frederiksen 1983* (Lámina 5: fig. 6) pp.82

Tipo **Onagraceae** (Lámina 5: fig. 11)

b.2.3.6.6 Periporados

Tipo **Caryophyllaceae** (Lámina 5: fig. 6)

Chenopodipollis Krutzsch 1966* (Lámina 3: fig. 8) pp.69-70

Magnaperiporites sp.* (Lámina 5: fig. 1) p.80

Tipo **Thymelaeaceae*** (Lámina 6: fig. 24) pp.98-99

b.2.3.8 Inaperturados

Polyadopollenites aff. ***pflugii*** Cavagneto & Guinet 1994 * (Lámina 5 : fig. 14) pp.88-89

Crotonipollis sp.* (Lámina 4: fig. 21) p.72

Polyadopollenites sp.2 (Lámina 5: fig. 17)

c. ALGAS

Chomotriletes Naumova 1939 ex Naumova 1953

Hydrodictyon

Leiosphaeridia Eisenack 1958

ESPORAS DE PTERIDOFITAS Y BRIOFITAS

ESPORAS TRILETES

Género *Cicatricosisporites* Potonié & Gelletich 1933

Especie tipo: *Cicatricosisporites dorogensis* Potonié & Gelletich 1933

Cicatricosisporites dorogensis Potonié & Gelletich 1933

(Lámina 1: figs. 1 -3)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrica. Espora trilete, contorno ecuatorial subtriangular y ápices redondeados. Laesura 3/4 o más del radio de la espora. Exina 2.6 – 4µm de grosor con escultura canaliculada o cicatricosa conformada por tres conjuntos de muros arreglados oblicuamente o paralelamente. Muros ligeramente sinuosos de 3.8µm (1.6 - 5µm) de grosor y algunas veces llegan a estar anastomosados. Se encontraron esporas con el esporoderma degradado llegando a dar una apariencia foveolada y con un menor grosor de la esporodermis (1.6 µm).

Dimensiones: E.E. = 59.2µm (31.2 - 77µm): basado en 15 especímenes.

Ocurrencia: frecuente. **Sección:** Bloque Caído de Izúcar de Matamoros.

Muestras: Pb-8869(8): 101.7/13, 107.9/14.8; Pb-8869(19): 107.1/8.7, 99.2/2.2, 104.6/20.5, 104.6/19.6, 107.5/7.7; Pb-8870(1A): 86.8/14.6, 94.6/19.8, 96.5/8.7; Pb-8870(6A): 106.5/16, 97.5/19, 93.2/17.6, 100.9/16.6

Afinidad Botánica: Se le relaciona con *Anemia mexicana* (Schizaeaceae) y esporas del tipo *Anemia dregeana* (Schizaeaceae). Estructura canaliculada ocurre de igual manera en los subgéneros de *Anemia* (Dettmann y Clifford, 1992): *Coptophyllum* (Schizaeaceae) y *Anemirhiza* (Schizaeaceae).

Observaciones: Una particularidad de *C. dorogensis* es la presencia de estrias con bordes ondulados y perforaciones ocasionales (Srivastava, 1972). Adicionalmente, es importante tener cuidado cuando se presenten esporas de *C. dorogensis* con la pared desgastada, con apariencia foveolada, ya que podrían ser asignada erróneamente a otro taxón. Características sobre la pared degradada de *C. dorogensis* han sido reportadas por Elsik (1968).

Registros geocronológicos:

México – investigaciones palinoestratigráficas de los lignitos pertenecientes al área de San Ignacio y Colombia, del Eoceno medio, registraron esporas de *Cicatricosisporites* con

frecuencias entre 3 y 7% (Martínez-Hernández *et al.*, 1980a). Tomasini-Ortiz y Martínez-Hernández (1984) reportan esta especie en el Eoceno-Oligoceno de Chiapas. Además, Palacios y Rzedowski (1993) encontraron diferentes tipos de *Cicatricosisporites*, dos de ellos probablemente similares a los especímenes de la Formación Cuayuca.

Estados Unidos – Se registró en la Formación Silverado (Paleoceno tardío) de California (Gaponoff, 1984) y en el Paleoceno de la Formación Naheola, Alabama (Srivastava, 1972). *Cicatricosisporites* cf. *dorogensis* está presente en el Eoceno medio del Grupo Claiborne de la Costa Golfo (Elsik, 1974). En el Eoceno superior del Grupo Jackson, en formaciones adyacentes del Mississippi y del oeste de Alabama (Frederiksen, 1980a). Asimismo se cita para el Paleoceno de Carolina del sur (Frederiksen, 1980b), registrado también del Eoceno inferior al Eoceno superior del Cañón Baltimore (Bebout, 1980) y en el Mioceno de Massachussets (Frederiksen, 1984).

Sudamérica – Se ha registrado en el Eoceno Medio - Oligoceno de Brasil (Regali *et al.* 1974). En el Eoceno de São Paulo, Brasil (De Lima *et al.*, 1991). En Venezuela *C. dorogensis* es un taxón característico del Eoceno tardío – Oligoceno (Lorente, 1986; Rull, 2003).

Europa – Existen reportes de comienzos del Eoceno de Bélgica (Kruttsch y Vanboorne, 1977). También *C. dorogensis* fue recobrado del Eoceno medio de Messel, cerca de Darmstadt, Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1988).

África – *C. dorogensis* se registró en el Oligoceno de Camerún (Salard-Cheboldaeff, 1979).

Australia – El género ha sido registrado en el Cretácico tardío en el centro de Australia (Martin, 1998).

Género *Deltoidospora* Miner 1935
Especie tipo *Deltoidospora halli* Miner 1935

Deltoidospora sp.
(Lámina 1: fig. 4)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrica. Espora trilete, contorno ecuatorial subtriangular con bordes redondeados. Laesurae 3/4 o más del radio de la espóra. Exina 0.5 - 1µm de grosor, psilada y usualmente plegada.

Dimensiones: E.E. = 43.3µm (36-58µm): basado en 15 espécímenes.

Ocurrencia: único a común. **Secciones:** “A”, “B” y principal de Cuayuca, Lagunillas de Rayón, secciones bloque caído y bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestras: Pb-8869; Pb-8896; Pb-8897; Pb-8898; Pb-9136; Pb-9138; Pb-9334(4): 96.2/7, 100.7/10.3; 96.9/12.2, 97/12, 98.7/12.5, 98.7/12.5, 105.1/13.2, 95.8/15.2, 95.9/15.9, 104.2/16.4, 91.2/16.3, 94.4/18, 96.5/18.9, 93.2/9.3; Pb-9340, Pb-9343

Afinidad Botánica: Cyatheaceae

Registros geocronológicos:

México – Cyatheaceae ha sido citado en tres secciones de la Fm. Pie de Vaca de edad Eoceno superior – Oligoceno inferior; fue común en Ahuehuetes; de común a frecuente en la sección Barranca Abuelo y frecuente en la sección Chigmecatitlán (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999). En las secuencias de la Fm. Trinidad y la Fm. La Quinta de edad Eoceno superior – Oligoceno inferior, citan *Deltoidospora minor* con dimensiones que varían de 32 a 44µm (Tomasini-Ortiz y Martínez-Hernández, 1984). Biaggi (1978) registró en la Fm. La Quinta del Oligo-Mioceno diferentes especies de *Cyathea* que están en el rango de 44-52µm. Una *Cyathea* similar, de 30µm, ha sido reportada en la Fm. Ixtapa del Mioceno medio a superior (Martínez-Hernández, 1992). Palacios y Rzedowsky (1993) encontraron una gran diversidad de Cyatheaceae (21-30µm) en el Mioceno de Pichucalco, Chiapas.

Centroamérica – Se reporta para la Formación La Boca del Mioceno inferior de Panamá (Graham, 1989) y en la Fm. Gatum (Plioceno) también en Panamá (Graham, 1991).

Isla del caribe – El género *Cyathea* es registrado para el Oligoceno de la Formación San Sebastián de Puerto Rico (Graham y Jarzen, 1969).

Género *Foveotriletes* van der Hammen 1955 ex Potonié 1956

Especie tipo: *Foveotriletes scrobiculatus* Potonié 1956

Foveotriletes sp.

(Lámina 1: figs. 5-7)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrica. Espora trilete, contorno ecuatorial triangular con ápices redondeados, margen lobado producido por los huecos vistos en sección óptica. Laesurae 3/4 o más del radio. Exina 1.6 - 2µm de grosor, heterofoveolada. Foveolas grandes de 2.4-4µm a veces en grupos de tres y rodeadas por foveolas más pequeñas de 0.8µm ó menores.

Dimensiones: E.E. = 40 μ m

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca "A".

Muestra: Pb- 9334(4): 92.5/13.2

Afinidad Botánica: Se le relaciona con *Sphaeropteris* ó *Trichipteris* (Cyatheaceae).

Comparaciones: Comparándolo con *F. verrucosus* del Oligoceno tardío – Mioceno temprano de Nueva Zelanda (Pocknall y Mildenhall, 1984), se encontró dentro del rango de las dimensiones ecuatoriales citadas (28 - 47 μ m). Por otro lado, las foveolas llegaron a ser más grandes, hasta de 9 μ m, de ancho en los ejemplares de Nueva Zelanda, mientras que las foveolas pequeñas midieron 1 μ m. Sin embargo, *Foveotriletes* de la Fm. Cuayuca difiere de *F. verrucosus* en presentar foveolas en el polo proximal y no tener verrugas.

Por otro lado, comparando el espécimen encontrado para la Fm. Cuayuca con aquel recuperado para la Fm. Paraje Solo (Graham, 1979) del Plioceno, éste último presenta mayores dimensiones (55 μ m), mientras que el rango de las foveolas es prácticamente el mismo de 1.5 a 4 μ m según Graham (1979).

Registros geocronológicos:

México – Una espora similar la cita Biaggi (1978) para el Oligo-Mioceno de Chiapas y fue asignada a *Sphaeropteris* cf. *myosuroides*. Un estudio posterior sobre el Oligo-Mioceno de Chiapas también reveló la presencia de *Sphaeropteris/Trichipteris* (Graham y Palacios-Chávez, 1996). Especímenes similares a *Sphaeropteris* fueron recobrados del Plioceno de la Formación Paraje Solo, Veracruz (Graham, 1979).

Género *Leptolepidites* Couper 1953

Especie tipo: *Leptolepidites verrucatus* Couper 1953

Leptolepidites sp.

(Lámina 1: fig. 10)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrica. Espora trilete, contorno ecuatorial triangular con ápices redondeados y margen lobado. Laesura 2/3 del radio de la espora. Exina de 1.6 a 3.2 μ m de grosor, heteroverrugada. Verrugas de 0.8 – 3.2 μ m de diámetro, presentes en ambas caras.

Dimensiones: E.E. = 30.7 μ m (22.4 – 36.8 μ m): basado en trece especímenes.

Ocurrencia: único a abundante. **Secciones:** Cuayuca A, Tzompahuacan y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestras: Pb-8869(19NF): 96.4/4.4, 99.6/4, 115.7/6.6, 115/14.9, 97/18.5, 111.3/17, 107.2/11.5, 111.7/10.5, 101.2/10.3, 109.6/9.8, 107.3/7.4, 111.3/2.3, 99.4/14.8; Pb-8870; Pb-9141; Pb-9334

Afinidad Botánica: Relacionado con Lycopodiaceae/Selaginellaceae

Género *Lusatisporis* Krutzsch 1963

Especie tipo: *Lusatisporis punctatus* Krutzsch 1963

Lusatisporis dettmannae (Drug) Srivastava 1972

(Lámina 1: figs. 8-9)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrica. Espora trilete, contorno ecuatorial subtriangular con ápices redondeados. Laesurae extendiéndose en todo el ecuador, incluyendo el “flange”. Exina de 5µm de grosor incluyendo la extensión ecuatorial ó “flange”. Espora con una extensión ecuatorial granular que sobresale como una membrana en el ecuador.

Dimensiones: E.E. = 42 µm (38-48µm): basado en cuatro ejemplares.

Ocurrencia: único a raro. **Secciones:** Cuayuca A y bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-8898; Pb-9334(4): 104.4/13.3, 103.2/17.7, 103.2/15; Pb-9340(1): 99.4/7.7

Afinidad Botánica: *Selaginella* (Selaginellaceae).

Registros geocronológicos:

México – En el Eoceno tardío – Oligoceno temprano de la Formación Pie de Vaca, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

Género *Retitriletes* Pierce emend. Döring, Krutzsch, Mai & Schulz in Krutzsch 1963

Especie tipo : *Retitriletes globosus* Pierce 1961

Retitriletes sp.

(Lámina 2: fig. 8)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrica. Espora trilete, contorno ecuatorial subtriangular con ápices redondeados. Laesurae 2/3 partes del radio de la espora. Exina de 2µm de grosor, reticulada. Lúminas de 3 a 4 µm de diámetro y muros de 0.8-1 µm.

Dimensiones: E.E. = 68.9µm (59-84µm): basado en cuatro especímenes.

Ocurrencia: de único a raro. **Secciones:** “A” de Cuayuca y Tzompahuacan.

Muestras: Pb-9141; Pb-9334(4): 103/13.4, 100.5/15.8, 100.5/18.3, 101.6/20.7; Pb-9334(5): 106.7/15.8

Afinidad Botánica: Relacionado con ciertas esporas de la familia Lycopodiaceae.

Registros geocronológicos:

México – El género *Lycopodium* ha sido citado en varios trabajos: en el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en el Oligoceno inferior de Baja California Sur (Martínez-Hernández, en proceso), en el Oligo-Mioceno de la Fm. “La Quinta”, Chiapas (Biaggi, 1978), en el Mioceno de Veracruz (Palacios y Rzedowsky, 1993) y Chiapas (Martínez-Hernández, 1992) y en el Plioceno medio de Paraje Solo, Veracruz (Graham, 1975).

Estados Unidos – Diferentes especies de *Lycopodium* son citadas para el Eoceno superior del “Grupo Jackson” de Mississippi y Alabama (Frederiksen, 1980a)

Centroamérica – En el Oligoceno de la Fm. San Sebastián (Graham y Jarzen, 1969) se han registrado dos tipos de esporas de *Lycopodium*, ninguna de ellas es parecida a la registrada para el Grupo Balsas (Formaciones Cuayuca y Pie de Vaca).

Género *Stereigranisporis* (Krutzsch) Kedves 1982

Especie tipo: *Stereigranisporis granula* (Krutzsch & Sontag) Kedves 1982

Stereigranisporis aff. *granula* (Krutzsch & Sontag) Kedves 1982

(Lámina 2 : figs. 1-3)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrica. Espora trilete, contorno ecuatorial subtriangular con ápices redondeados. Laesura 3/4 partes o más del radio de la espora. Exina de 1.6 – 2.4µm de grosor. Espora heteroverrugada en ambos polos, verrugas de irregular tamaño variando de 0.5-2µm.

Dimensiones: E.E. = 20.5µm (16.8-27.2µm): basado en 10 especímenes.

Ocurrencia: único a dominante. **Secciones:** Tzompahuacan y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestras: Pb-8869(8): 100.3/2,109.8/9.4, 106.4/17.4, 107.8/14, 108.8/6.2; Pb-9141

Afinidad Botánica: Bryophyta.

Comparación: *S. aff. granula* y *S. granula* tienen dimensiones muy similares, aunque *S. aff. granula* puede llegar a ser más pequeña que *S. granula*, ambas tienen escultura verrugosa en la cara proximal y distal.

Registros geocronológicos:

México – En el Eoceno de la Formación Claiborne en Tamaulipas (Martínez *et al.*, 1980a).

Género *Verrucingulatisporites* Hiltmann 1967

Especie tipo: *Verrucingulatisporites treplinensis* Krutzsch 1961

Verrucingulatisporites sp.

(Lámina 2: fig. 4)

Descripción: Monade, heteropolar, radiosimétrica. Espora trilete, contorno ecuatorial triangular, zonotrilete. Abertura ondulada y se extiende hasta el cingulum. Espora verrugada, en la zona ecuatorial se observa un cingulum supraverrugado, zona proximal y distal microverrugada.

Dimensiones: E.E. = 24.1 μm (16.8 – 28.8 μm): cuatro ejemplares medidos.

Ocurrencia: frecuente. **Sección:** Bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestras: Pb-8869(8A): 94.6/4.2; Pb-8869(19): 116.4/11.7, 113.6/8.5, 99.8/6.6, 104.7/21

Afinidad Botánica: *Pteris* (Pteridaceae).

Registros geocronológicos:

México – En el Mioceno de Pichucalco, Chiapas (Palacios and Rzedowski, 1993).

Centroamérica – Diferentes tipos de *Pteris* han sido citados para el Mioceno inferior de la secuencia Uscari en el sur de Costa Rica (Graham, 1987: figs 24 y 25). *Pteris* también fue encontrado en la Fm. La Culebra (Graham, 1988a), en la Fm. La Cucaracha (Graham, 1988 b) y en la Fm. La Boca (Graham, 1989); las tres del Mioceno de Panamá y en la Fm. Gatum (Plioceno) de Panamá (Graham, 1991).

Isla del caribe - En sedimentos Mio-Pliocénicos de Haití (Graham, 1990b).

ESPORAS MONOLETES

Género *Polypodiisporites* Potonié 1931 in Potonié y Gelletich 1933 ex Potonié 1956

Especie tipo: *Polypodiisporites favus* (Potonié) Potonié 1956

Polypodiisporites cf. *favus* (Potonié) Potonié 1956

(Lámina 2: fig. 5)

Descripción: Mónade, heteropolar, simetría bilateral. Espora monolete. Laesurae extendiéndose hasta el ecuador. Exina verrugada formando un retículo negativo de 1µm de grosor. Verrugas de 0.8 – 3 µm de diámetro, distribuídas heterogéneamente sobre la superficie de la espora.

Dimensiones: E.E. = 50.4µm (42-58µm), E.e.= 34µm, E.P. = 30.3µm (26-35µm) basado en cinco especímenes.

Ocurrencia: común. **Secciones:** Cuayuca “A” y “B”, así como en la sección bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestras: Pb-9334(4): 99/10.4, 96.1/16.3, 106.6/9.3, 104.1/22.3; Pb-9340(1): 99.1/12.7; Pb-9343

Afinidad Botánica: Polypodiaceae.

Comparaciones: *Polypodiisporites* cf. *favus* es similar a *P. favus* en algunas características como retículo negativo y tamaño de la espora. Sin embargo *P. favus* tiene un contorno claramente ondulante debido a la escultura verrugada, mientras que *P. cf. favus* tiene verrugas más bajas, muestra un contorno ligeramente ondulante. Otro taxa similar es *Verrucatosporites favus* citado para el Eoceno del Noreste de México (Martínez-Hernández *et al.*, 1980a).

Registros geocronológicos:

México – *Polypodiisporites* se registró en el Eoceno – Oligoceno de Simojovel, Chiapas (Tomasini-Ortíz y Martínez-Hernández, 1984). Polypodiaceae han sido citados en la Fm. Pie de Vaca del Eoceno superior – Oligoceno inferior (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

Sudamérica – En la Fm. Chenque del Oligoceno superior – Mioceno de la cuenca golfo San Jorge, Argentina se registran tres especies de este género (Barreda 1997a). También se registra para el Oligoceno de la Fm. San Julián, Argentina (Barreda, 1997d).

***Polypodiisporites* sp.1**
(Lámina 2: fig. 6)

Descripción: Mónade, heteropolar, simetría bilateral, oblato. Espora monolete. Exina tectada, suprarugulada. Rugulas de diferente tamaño y forma, distribuidas heterogéneamente sobre la superficie de la espora.

Dimensiones: E.P. = 20µm, E.E. = 31 µm

Ocurrencia: único a raro. **Secciones:** Cuayuca Sección “A” y Sección “B”.

Muestra: Pb-9334(4): 100.9/21.9, 90.7/19.2, 95/19.3, 98/19.1

Afinidad Botánica: Polypodiaceae.

Registros geocronológicos:

México – *Polypodiisporites* se registró en el Eoceno – Oligoceno de Simojovel, Chiapas (Tomasini-Ortíz y Martínez-Hernández, 1984). Polypodiaceae han sido citados en la Fm. Pie de Vaca del Eoceno superior – Oligoceno inferior (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999). Un taxa similar es *Verrucatosporites* sp. pero con mayores dimensiones, de 48 x 32µm fue citado para el Eoceno del Noreste de México (Martínez-Hernández *et al.*, 1980a).

GRANOS DE POLEN
GIMNOSPERMAS

Complejo *Cupressacites* Bolkhovitina 1956 ex Krutzsch 1971
Taxodiaceapollenites Kremp 1949 ex Potonié 1958

Cupressacites sp. – *Taxodiaceapollenites* sp.
(Lámina 2: fig. 16)

Descripción: Monade, apolar, radiosimétrico. Inaperturado, tectado, supramicroverrugado. Exina aproximadamente de 0.4µm de grosor.

Dimensión: D = 32.8µm

Ocurrencia: de único a raro. **Secciones:** Cuayuca B, Lagunilla y Bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestras: Pb-8871; Pb-9147 (1): 92.8/6.6; Pb-9343

Afinidad Botánica: *Cupressus/ Juniperus/ Taxodium*.

Registros geocronológicos:

México – En el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999); en el Oligoceno-Mioceno de la Fm. La Quinta, Chiapas (Biaggi, 1978), en el Mioceno de Pichucalco, Chiapas (Palacios y Rzedowski, 1993).

Sudamérica – En el Mioceno superior de la Formación Chenque, Argentina (Barreda, 1997b).

Género *Ephedripites* Bolkhovitina 1953
Especie tipo: *Ephedripites mediolobatus* Bolkhovitina 1953

Ephedripites (Distachyapites) claricristatus (Shakmundes) Krutzsch 1970
(Lámina 2: figs. 14, 15)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolato. Poliplicado. Exina tectada, psilada de 1µm de grosor. En los valles se presentan endofisuras ramificadas. Presenta de 4 a 5 costillas con bordes irregulares. La distancia entre costillas varía de 8 a 12µm.

Dimensiones: E.P. = 43µm (38-48µm), E.E. = 20.7µm (19-25µm): seis ejemplares medidos.

Ocurrencia: frecuente. **Sección:** Cuayuca “A”.

Muestra: Pb-9340(4): 96.6/20.5, 97.2/15.3, 92.2/14.7

Afinidad Botánica: Es probable que este relacionado con *Ephedra distachya* y *Ephedra nevadensis* (Ephedraceae).

Observaciones: Una de las características peculiares de esta especie es la presencia de endofisuras en los valles, las cuales se ramifican hacia la parte basal de las costillas.

Registros geocronológicos:

México – Se le ha registrado en el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

Estados Unidos – En la Costa Golfo se le ha registrado desde la parte inferior del Eoceno medio hasta el Holoceno (Fairchild y Elsik, 1969). Por otro lado, en la misma Costa Golfo se ha observado del Eoceno medio al Oligoceno inferior (Frederiksen, 1988). Asimismo se le encuentra en el Eoceno superior del Grupo Jackson, en estratos adyacentes del Mississippi y del oeste de Alabama (Frederiksen, 1980a). Además se ha encontrado del Eoceno medio al Oligoceno superior del sur de Carolina en la Costa Golfo (Frederiksen, 1980b).

Sudamérica – En la cuenca San Jorge de la Patagonia, Argentina del Oligoceno superior al Mioceno (Barreda, 1997b). En el Mioceno temprano de la Provincia de Santa Cruz, Argentina, dichos depósitos se correlacionan con la Fm. Chenque (Barreda y Palamarczuk, 2000a, 2000b). También se registró para el Oligoceno de la Fm. San Julián (Barreda, 1997d), en el Mioceno inferior de la Formación Chinchas (Ottone *et al.*, 1998) y en la “Serie el Yeso”, provincia de San Juan del Mioceno medio, Argentina (Barreda *et al.*, 1998).

Género: *Ephedripites krempii* Kedves 1977

Ephedripites aff. *krempii*
(Lámina 2: fig. 13)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, perprolado. Poliplicado. Exina tectada, psilada de 1µm de grosor. Se observan 6 costillas con bordes lisos y distancia entre ellas de 4-5µm.

Dimensiones: E.P. = 33.6µm (32-35µm), E.E. = 12.6µm (12-14µm): tres ejemplares medidos.

Ocurrencia: común. *Sección:* “A” de Cuayuca.

Muestra: Pb-9340(4): 89.2/19, 95.2/18.3, 99.6/16.8

Afinidad Botánica: *Ephedra* (Ephedraceae).

Comparación: *Ephedripites* aff. *krempii* comparte con *E. krempii* el número de costillas, el tipo de exina psilada y el grosor de la misma. No obstante, la distancia entre las costillas difiere, siendo mayor en *E. aff. krempii* (4-5 μ m) que en *E. krempii* (2-3.5 μ m).

Registros geocronológicos:

México – Taxa similares han sido recuperados del Eoceno tardío – Oligoceno inferior, en la Fm. Pie de Vaca, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999); Eoceno – Oligoceno, Grupo la Esperanza, Chiapas (Tomasini-Ortíz y Martínez-Hernández, 1984).

Sudamérica – Se registran taxa similares indeterminados para el Paleoceno superior – Eoceno inferior de Argentina (Lema *et al.*, 1996).

***Ephedripites viesenensis* Krutzsch 1961**

Ephedripites* aff. *viesenensis

(Lámina 2: figs. 11 - 12)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolado esferoidal. Poliplicado. Exina tectada, psilada, de 1 μ m y engrosada al nivel de las costillas. Presenta alrededor de 12 costillas con bordes lisos y distancia entre ellas de 3.3 μ m.

Dimensiones: E.P. = 34 μ m (29-38 μ m), E.E. = 17.6 μ m (17-19 μ m): tres ejemplares medidos.

Ocurrencia: común. **Sección:** “A” de Cuayuca.

Muestra: Pb-9340(4): 90.3/16.9

Afinidad Botánica: *Ephedra* (Ephedraceae).

Comparaciones: *E. aff. viesenensis* comparte algunas características con *E. viesenensis* (Kedves, 1997) como el número de costillas, la exina psilada y el grosor. En contraste *E. viesenensis* presenta una menor distancia entre las costillas (0.7 μ m).

***Ephedripites* sp.1**

(Lámina 2: fig. 7)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolado. Poliplicado. Exina tectada, psilada de 0.8 μ m de grosor. Con 7 a 8 costillas de bordes ondulados y distancia entre ellas de 3 μ m.

Dimensiones: E.P. = 19 μ m, E.E. = 11 μ m

Ocurrencia: único. **Sección:** “A” de Cuayuca.

Muestra: Pb-9340(4): 92.4/95.7

Afinidad Botánica: Ephedra (Ephedraceae).

Género *Pinuspollenites* Raatz 1938 ex Potonié 1958
Especie tipo: *Pinuspollenites labdacus* (Potonié) Raatz ex Potonié 1958

Pinuspollenites spp.
(Lámina 2: fig. 10)

Dimensiones: Los especímenes fueron medidos en vista polar y en ecuatorial:

En vista ecuatorial: alto del cuerpo de 27.3 μ m (21.6-34 μ m), ancho del cuerpo de 43.5 μ m (32-46.4 μ m), alto del saco de 24.2 μ m (19-30 μ m), ancho del saco de 42.2 μ m (33-53 μ m). En vista polar: alto del saco de 38.5 μ m (32.8-42 μ m), ancho del saco 24.5 μ m (16.8 μ m - 32 μ m).

Ocurrencia: único a dominante. *Secciones:* "A", "B" y sección principal de Cuayuca. En Izúcar de Matamoros en las secciones bloque caído y bloque levantado.

Muestras: Pb-8870; Pb-8871; Pb-8872; Pb-8891; Pb-8896; Pb-8898, Pb-9136; Pb-9138; Pb-9147; Pb-9334(4): 96.7/3.8, 103.1/5.7, 101.2/7.4, 94.1/8, 98/13.5, 97/13.7; Pb-9337; Pb-9340; P-9343

Afinidad Botánica: Pinus (Pinaceae).

Registros geocronológicos:

México – *Pinuspollenites* es un elemento muy común en el Terciario de México. Se registra en el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), durante el Oligoceno en las Fosforitas de Baja California Sur (Martínez-Hernández, en proceso). Las investigaciones realizadas para el Oligo-Mioceno citan a *Pinuspollenites* (Biaggi, 1978; Langenheim *et al.*, 1967), así como durante el Neógeno (Graham, 1975; Martínez-Hernández, 1992; Palacios y Rzedowski, 1993).

Género *Pityosporites* Seward 1914
Especie tipo: *Pityosporites antarcticus* Seward 1914

Pityosporites sp.
(Lámina 2: fig. 9)

Dimensiones: Los cuatro especímenes fueron medidos en vista polar. Largo del cuerpo de 20.3 μ m (14-27 μ m), ancho del cuerpo de 22.2 μ m (15-27 μ m), alto del saco de 17.9 μ m (12-16 μ m) y ancho del saco de 12.9 μ m (11-20 μ m).

Ocurrencia: raro. *Sección:* "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334: 108.1/5.8, 113.5/7.7, 103.6/18, 100.2/20.3, 103.2/22.8, 94.3/15.5

Afinidad Botánica: *Pinus* (Pinaceae)

ANGIOSPERMAS

Monocotiledóneas

Género *Aglaoreidia* Erdtman 1960 emend. Fowler 1971

Especie tipo: *Aglaoreidia cyclops* Erdtman 1960

Aglaoreidia pristina Fowler 1971

(Lámina 3: figs. 1-2)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrico, oblado esferoidal. Monoporado, poro de 4 μm de diámetro. Exina 0.8 μm de grosor subtectada, reticulada, heterobrocada, lúminas de 0.8 μm de diámetro, disminuyen hacia la abertura, incrementándose ligeramente de diámetro hacia el ecuador.

Dimensiones: E.e. = 24.6 μm , E.P. = 25 μm

Ocurrencia: único ejemplar. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 96.6/4

Afinidad Botánica: Restionaceae.

Observaciones: El retículo heterobrocado de *A. pristina* se caracteriza por presentar lúminas de mayor diámetro hacia el ecuador.

Registros geocronológicos:

México – Fm. Pie de Vaca del Eoceno superior – Oligoceno inferior, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1994, 1999).

Estados Unidos – Se ha registrado del Eoceno superior al Oligoceno inferior del Grupo Jackson de Mississippi y del oeste de Alabama; en el Oligoceno de la Costa Golfo, este de E.U. (Frederiksen, 1988, 1980a).

Europa – el género *Aglaoreidia* se registró del Eoceno superior al Oligoceno medio en el noreste de Europa (Krutsch, 1963). *A. pristina* fue observada en el Eoceno superior de la cuenca Hampshire en el sur de Inglaterra (Fowler, 1971; Collison *et al.*, 1981).

Género *Arecipites* Wodehouse 1933 emend. Nichols *et al.* 1973
Especie tipo: *Arecipites punctatus* Wodehouse 1933 ex Potonié 1958

Arecipites sp.
(Lámina 3: fig. 3)

Descripción: Mónade, heteropolar, simetría bilateral. Monosulcado, subtectado, microfoveolado con patrón microrreticulado. Exina de 0.8μ de grosor.

Dimensiones: E.E. = $25.6\mu\text{m}$, E.e. = $13.6\mu\text{m}$

Ocurrencia: único a común. **Secciones:** Sección principal de Cuayuca y en Izúcar de Matamoros en las secciones bloque levantado, segunda sección y bloque caído.

Muestra: Pb-9137(1): 101.5/9.2

Afinidad Botánica: Relacionado con las palmas (Araceae).

Comparaciones: Esta especie es semejante a *Arecipites subverrucatus* pero de menor dimensión (Barreda, 1997b).

Registros geocronológicos:

México – Registrado en el Eoceno-Oligoceno de Simojovel, Chiapas (Tomasini-Ortíz y Martínez-Hernández, 1984).

Sudamérica – Se le ha registrado en la Fm. Chenque del Oligoceno superior?-Mioceno de la Patagonia, Argentina (Barreda, 1997b).

Europa – Registrado en el Eoceno del oeste de Inglaterra (Wilkinson y Boulter, 1980).

Género *Graminidites* Cookson 1947 ex Potonié 1960
Especie tipo: *Graminidites medius* Cookson 1947 ex Potonié 1960

Graminidites sp.
(Lámina 3: fig. 10)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrico. Monoporado. Poro anulado de $2.5\mu\text{m}$ ($1.5 - 4\mu\text{m}$) de diámetro con anulus de 1 a $2\mu\text{m}$. Exina tectada, psilada, menor a $1\mu\text{m}$ de grosor.

Dimensiones: D = $25.8\mu\text{m}$ ($15 - 39\mu\text{m}$): diecinueve ejemplares medidos.

Ocurrencia: único a abundante. **Secciones:** en la sección principal, "A" y "B" de Cuayuca, en Lagunillas, así como en el bloque levantado y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9334(4): 98.2/5.7, 93.7/10.1, 97.7/6.5, 104/5.8, 100.7/5.9, 105/6.3, 104.1/6.2, 97.6/6.4, 93/6.4, 99.5/7.2, 100.1/8.3, 103.8/8.4, 105.1/8.5, 104.1/9.8, 105/10.1, 104.1/10, 95.3/19.6, 103.2/19.6, 98.2/20.7

Afinidad Botánica: Gramineae.

Registros geocronológicos:

México – Registrado en el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en el Oligoceno se presenta también en las Fosforitas de Baja California Sur (Martínez-Hernández, en proceso). De igual manera, en el Oligo-Mioceno de Chiapas (Biaggi, 1978), así como durante el Neógeno (Palacios y Rzedowski, 1993 y Graham, 1975).

Estados Unidos – *Graminidites* se ha registrado en el Eoceno de la bahía del Mississippi (Tschudy, 1973) y en el Eoceno medio de Kisinger (Leopold, 1974) y en el Eoceno superior del Grupo Jackson, estratos adyacentes del Mississippi y del oeste de Alabama (Frederiksen, 1980a).

Centroamérica – Polen de gramíneas fueron encontrados en muestras de la Fm. La Boca, Panamá (Mioceno inferior) pero nunca llegaron a considerarse en el conteo de 200 granos (Graham, 1989). Por otro lado, también se registró en la Fm. La Culebra (Mioceno inferior) Panamá con porcentajes que variaron de 0.5 al 1% (Graham, 1988a). Gramineae también han sido encontrados en la Fm. Gatum del Plioceno de Panamá (Graham, 1991).

Sudamérica - Se han registrado para el Paleoceno superior – Eoceno inferior en la Formación Río Chico, Argentina (Lema *et al.*, 1996). En el Eoceno medio de la Cuenca Colorado de Argentina (Quattrocchio, *et al.* 2000) y además en el Oligo-Mioceno de la Plataforma Continental, Argentina (Palamarczuk y Barreda, 2000). Se registran en 2.5% para el Mioceno medio – superior en la localidad Nacimientos de Abajo, Argentina (Mautino *et al.*, 1997). También en la Formación Chenque del Oligoceno superior al Mioceno en la Patagonia, Argentina (Barreda, 1997e), y en el Oligoceno de la Formación San Julián, Argentina (Barreda, 1997d). Además, se registra en la “Serie del Yeso” del Mioceno medio, Argentina (Barreda *et al.*, 1998).

Género *Liliacidites* Couper 1953
Especie tipo: *Liliacidites kaitangataensis* Couper 1953

***Liliacidites* sp. 1**
(Lámina 3: fig. 5)

Descripción: Mónade, heteropolar, simetría bilateral. Monosulcado. Exina subtectada, reticulada de 1 μm de grosor, heterobrocada. Retículo compuesto, lúminas grandes de 2-3 μm de diámetro y en las intersecciones lúminas pequeñas menores a 1 μm .

Dimensión: E.e. = 37 μm

Ocurrencia: único a abundante. **Secciones:** En la sección principal, A y B de Cuayuca, Tzompahuacan, Lagunillas y en el bloque caído y bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9136(1): 100.7/19.5

Afinidad Botánica: Liliaceae, Amaryllidaceae, Bromeliaceae.

Registros geocronológicos:

México – En el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en el Oligoceno de la Fm. San Gregorio, Baja California Sur (Martínez-Hernández, en proceso). De igual manera en Chiapas, en el Oligo-Mioceno (Biaggi, 1978) y durante el Neógeno de (Palacios y Rzedowski, 1993).

***Liliacidites* sp.2**
(Lámina 3: fig. 6)

Descripción: Mónade, heteropolar, simetría bilateral. Monosulcado. Exina subtectada, reticulada, heterobrocada de 1 μm de grosor. Lúminas de 1.5 – 2 μm de largo.

Dimensiones: E.E. = 32 μm , E.e. = 22 μm

Ocurrencia: único. **Secciones:** En la sección principal, A y B de Cuayuca, Tzompahuacan, Lagunillas y en el bloque caído y bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9334(4): 91.8/13.5

Afinidad Botánica: Liliaceae, Amaryllidaceae, Bromeliaceae.

***Liliacidites* sp.3**
(Lámina 3: fig. 14)

Descripción: Mónade, heteropolar, simetría bilateral. Monosulcado. Exina subtectada, reticulada, heterobrocada de 1.2 μ m (1-1.5 μ m) de grosor. Luminas generalmente de 1-3 μ m con muros de 0.5-0.8 μ m, aunque también se presentan luminas menores a 0.5 μ m.

Dimensiones: E.E. = 36 μ m (35-37 μ m), E.e. = 22 μ m (21-23 μ m): dos ejemplares medidos.

Ocurrencia: único a abundante. **Secciones:** En la sección principal, A y B de Cuayuca, Tzompahuacan, Lagunillas y en el bloque caído y bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9136(2): 93.7/14.5, 94.1/13.3

Afinidad Botánica: Liliaceae, Amaryllidaceae ó Bromeliaceae.

Registros geocronológicos:

Estados Unidos - Parecido a la especie *Liliacidites* sp.1 de la Fm. “El Elko”, Nevada (Wingate, 1983) del Eoceno superior – Oligoceno inferior.

***Liliacidites* sp.4**
(Lámina 3: fig. 11)

Descripción: Mónade, heteropolar, simetría bilateral. Monosulcado. Exina subtectada, reticulada, heterobrocada. Luminas de 1-2 μ m. Relación Sexina : Nexina 2:1

Dimensiones: E.E. = 25 μ m, E.e.= 28 μ m

Ocurrencia: único. **Secciones:** En la sección principal, A y B de Cuayuca, Tzompahuacan, Lagunillas y en el bloque caído y bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9340(1): 100.5/11.3

Afinidad Botánica: Liliaceae, Amaryllidaceae, Bromeliaceae.

***Liliacidites* sp.5**
(Lámina 3: fig. 12)

Descripción: Mónade, heteropolar, bilateral. Monosulcado. Sulco del mismo largo que el eje ecuatorial. Exina subtectada, reticulada, heterobrocada. Exina de 1 μ m de grosor. Luminas de 1 μ m de diámetro ó menores.

Dimensiones: E.E. = 36.6 μ m (29 – 46 μ m) E.e.= 23 μ m (17 – 28 μ m): basado en tres especímenes.

Ocurrencia: raro. **Secciones:** Bloque caído de Izúcar de Matamoros y Lagunillas.

Muestra: Pb-8871(1A): 101.8/4.7; Pb-9147(1): 98.2/14; Pb-9147(2): 98.7/17.6

Afinidad Botánica: Liliaceae, Amaryllidaceae ó Bromeliaceae.

***Liliacidites* sp.6**
(Lámina 3: fig. 7)

Descripción: Mónade, heteropolar, simetría bilateral. Monosulcado. Exina subtectada, reticulada, heterobrocada. Las lúminas disminuyen hacia los extremos del eje ecuatorial mayor, muros simplicolumelados.

Dimensiones: E.E. = 32.6µm (25-37µm), E.e.= 18.6µm (13 - 25µm): cinco ejemplares medidos.

Ocurrencia: común. **Sección:** bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-8896(5): 96.4/9, 103.1/9, 90.1/10.5, 88.7/13.8, 93.2/14.2, 96.7/17.7, 85.1/20.5, 96/13.2

Afinidad Botánica: Liliaceae, Amaryllidaceae ó Bromeliaceae.

Género ***Monocolpopollenites*** Pflug & Thomson in Thomson & Pflug 1953
Especie tipo: *Monocolpopollenites tranquillus* Potonie 1934

Monocolpopollenites* aff. *texensis Nichols, Ames & Traverse 1973
(Lámina 3: fig. 4)

Descripción: Mónade, heteropolar, bilateral. Monosulcado. Sulco de la misma dimensión que el eje ecuatorial mayor con bordes redondeados y ensanchado hacia un ápice. Exina tectada de 0.8µm de grosor.

Dimensiones: E.E. = 32µm, E.e.= 22.4µm

Ocurrencia: único. **Sección:** Bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-8872(1A): 89.9/4.3

Afinidad Botánica: Monocotiledónea ó Cycadophyta.

Registros geocronológicos:

Europa – *Monocolpopollenites* es registrado en el Eoceno del oeste de Inglaterra (Wilkinson y Boulter, 1980).

DICOTILEDÓNEAS

Género *Alnus* Ehrhart

Especie tipo: *Alnus vera* (Potonié) Martin y Rouse 1966

Alnus vera

(Lámina 3: fig. 15)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tetraporado. Poros anulados de $1.6\mu\text{m}$ de diámetro y anulus de $2\mu\text{m}$ igualmente distribuidos en el ecuador. Aberturas interconectadas por engrosamientos sexinales “arcos” de $3\mu\text{m}$ de grosor. Exina tectada, escarbada, de $0.8\mu\text{m}$ de grosor. Contorno polar poligonal.

Dimensiones: E.E. = $24.9\mu\text{m}$ ($21.6 - 27\mu\text{m}$): basado en tres especímenes.

Ocurrencia: único a común. **Secciones:** En Cuayuca se registró en la cantera principal y en la sección “A”. Además se presentó en Lagunillas y en el bloque levantado, así como en el bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-8896(5): 90.2/10.7; Pb-9136(2): 90.3/15; Pb-9137(1): 97/4.7

Afinidad Botánica: *Alnus* (Betulaceae).

Registros geocronológicos:

Estados Unidos - Citado como *Polyvestibulopollenites verus* en el Paleoceno de la Formación Naheola, Alabama (Srivastava, 1972). Se le ha citado como *Alnipollenites trina* en el Paleoceno-Eoceno en el suroeste de Louisiana (Gregory y Hart, 1995). *Alnus vera* ha sido citado para el Eoceno medio de San Diego, California (Frederiksen *et al.*, 1983). También registrado en el Eoceno superior del Grupo Jackson, estratos del Mississippi y Alabama (Frederiksen, 1980a; Tschudy y Van Loenen, 1970), mientras que *Alnus* sp., se ha recuperado del Eoceno medio de Kisinger (Leopold, 1974). En el Mioceno superior de la Formación Valentine, Nebraska (MacGinitie, 1962).

Europa – Registrado como *Polyvestibulopollenites* en el Eoceno del oeste de Inglaterra (Wilkinson y Boulter, 1980: lámina 10, fig. 34).

Género *Armeria* (DC) Willd.
 Tipo *Armeria* sp.
 (Lámina 3: figs. 13, 18)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado. Exina subtectada de 5 μ m de grosor, reticulada, heterobrocada, lúminas de 3.6 – 5.6 μ m, muros simplicolumelados con microespinas. Relación Sexina: Nexina 5:1

Dimensión: En vista meridional: E.E.= 38.5 μ m (37 - 40 μ m), E.P. = 40 μ m (35 - 45 μ m): baado en dos especímenes. En vista polar: E.E.= 41 μ m

Ocurrencia: único a raro. **Secciones:** en la sección principal y sección “A” de Cuayuca, y en las secciones bloque levantado y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9137(1): 99.2/9; Pb-9340(1): 93.7/10.9, 101.3/12.2, 99.1/16.6

Afinidad Botánica: *Armeria* (Plumbaginaceae).

Observaciones: Una peculiaridad de *Armeria* es la presencia de finas espinas sobre los muros del retículo, las cuales son fácilmente distinguibles en corte óptico o bien en contraste de fases.

Registros geocronológicos:

México – Se le registró en la Formación Pie de Vaca de edad Eoceno superior – Oligoceno inferior en Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

Estados Unidos – El género ha sido reportado como un elemento raro para el Mioceno de la Fm. Monterrey, en el área de Santa María, California (Srivastava, 1984).

Europa – Se ha registrado en el Eoceno medio – Oligoceno inferior de la cuenca Ebro, España (Cavagnetto y Anadón, 1996).

Género *Bombacacidites* Couper 1960
 Especie tipo: *Bombacacidites bombaxoides* Couper 1960

Bombacacidites sp.
 (Lámina 3: fig. 9)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporado, planaberturado, subtectado, reticulado, heterobrocado. Exina de 0.8 μ m de grosor, lúminas grandes en el apocolpio, hasta de 1.6 μ y disminuyen en el mesocolpio (<0.8 μ m).

Dimensión: E.E. = 21.2 μ m

Ocurrencia: raro. **Sección:** Cuayuca “A”.

Muestra: Pb-9334(4): 99.6/5.6

Afinidad Botánica: complejo Bombacaceae-Sterculiaceae-Tiliaceae.

Registros geocronológicos:

México – Se le registró en la Formación Pie de Vaca de edad Eoceno superior – Oligoceno inferior en Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

Estados Unidos – Un taxa similar, *Bombacacidites tilioides* Krutzsch 1970, es registrado en el Eoceno medio de San Diego, California (Frederiksen *et al.*, 1983). Otras especies de *Bombacacidites* se han observado en el Eoceno de la Costa Golfo (Elsik, 1974). Una taxa indeterminado de características similares fue ilustrado por Frederiksen (1988) para el Eoceno-Oligoceno temprano de la Costa Golfo (lámina 14, figuras 16-18). Bombacaceae semejantes se presentaron en el el Eoceno medio de Kisinger, Wyoming (Leopold, 1974: lámina 45, figs. 2-3).

Género *Caryapollenites* Raatz (1937) 1938 ex Potonié 1960
Especie tipo: *Caryapollenites simplex* (Potonié) Potonié & Venitz 1934

Caryapollenites sp.
(Lámina 3: fig. 16)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrico. Triporado. Poros subecuatoriales. Exina tectada psilada, menor a 0.8µm de grosor. Contorno polar semiangular.

Dimensión: E.E.= 25.5µm (19 - 32µm): basado en dos especímenes.

Ocurrencia: único a raro. **Secciones:** Lagunilla y Bloque levantado.

Muestra: Pb-8896(7): 95/7.5; Pb-9147(3): 94.1/10.7

Afinidad Botánica: *Carya* (Juglandaceae).

Registros geocronológicos:

Estados Unidos – Citada para el Paleoceno-Eoceno en el suroeste de Louisiana (Gregory y Hart, 1995). Leopold (1974) registra *Carya* en el Eoceno medio de Kisinger, así como en el Mioceno tardío de Nebraska (MacGinitie, 1962) y en el Eoceno superior del Grupo Jackson (Frederiksen, 1980a; Tschudy y van Loenen, 1970) y en el Eoceno de la bahía del Mississippi (Tschudy, 1973).

Género *Casuarinidites* Cookson & Pike 1954
Especie tipo: *Casuarinidites cainozoicus* Cookson & Pike 1954

Casuarinidites sp.
(Lámina 3: fig. 17)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, oblado. Triporado. Poros aspidados, distribuidos ecuatorialmente, anulados. Exina tectada, microverrugada, con patrón microrreticulado de 1.5µm de grosor. Contorno polar semiangular.

Dimensión: E.E. = 31.5µm (26 - 37µm): basado en dos especímenes.

Ocurrencia: único a común. **Secciones:** en la sección principal y sección "A" de Cuayuca, en Tzompahuacan, Lagunillas y en el bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9136(2): 94.9/8; Pb-9340(2): 99.9/6.2

Afinidad Botánica: *Casuarina* (Casuarinaceae).

Registros geocronológicos:

México – en el Oligoceno de la Fm. San Gregorio, Baja California Sur (Martínez-Hernández, en proceso) y en el Oligo-Mioceno de Chiapas (Biaggi, 1978).

Estados Unidos – Registrado para el Mioceno de Massachussets (Frederiksen, 1984); en el Paleoceno de la Fm. Naheola, Alabama (Srivastava, 1972).

Género *Chenopodipollis* Krutzsch 1966
Especie tipo: *Chenopodipollis multiplex* (Weyland y Pflug) Krutzsch 1966

Chenopodipollis sp.
(Lámina 3: fig. 8)

Descripción: Mónade, apolar, radiosimétrico, esférica. Periporado. Poros de 2.5 - 3µm de diámetro, distancia entre poros de 4 - 6µm. Exina tectada de 1µm de grosor, con patrón microrreticulado.

Dimensiones: D. = 21.5µm (16 -25µm): basado en diez especímenes.

Ocurrencia: único a dominante. **Secciones:** sección principal, A y B de Cuayuca, Lagunillas, así como en el bloque levantado y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9134(4): 107.3/5.2, 106.7/5.7, 107.1/5.6, 96/6.7, 95.7/7.5, 104/8.2, 96.3/8.2, 95.7/8.2, 105.5/8.6, 92.2/10.1

Afinidad Botánica: Complejo Chenopodiaceae – Amaranthaceae.

Registros geocronológicos:

México – En el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en el Oligoceno de la Fm. San Gregorio, Baja California Sur (Martínez-Hernández, en proceso). De igual manera, en el Oligo-Mioceno de Chiapas (Biaggi, 1978), así como durante el Neógeno (Palacios y Rzedowski, 1993).

Estados Unidos – Se registró en la Fm. Silverado (Paleoceno tardío) de California (Gaponoff, 1984), en el Paleoceno-Eoceno del suroeste de Lousiana (Gregory y Hart, 1995). En el Eoceno de la bahía del Mississippi se ha registrado polen de Chenopodiaceae-Amaranthaceae bajo la forma-género *Multiporopollenites* (Tschudy, 1973). *Multiporopollenites* también es encontrado en el Grupo Jackson del Eoceno superior (Tschudy y van Loenen, 1970). Chenopodiaceae-Amaranthaceae fueron recuperadas en el Eoceno medio de Kisinger (Leopold, 1974) y en el Mioceno superior de la Fm. Valentine (MacGinitie, 1962).

Centroamérica – Chenopodiaceae-Amaranthaceae es encontrado en la Fm. La Culebra (Mioceno inferior) de Panamá con representatividad del 1% (Graham, 1988a).

Sudamérica – Se registran varios tipos en el Paleoceno superior – Eoceno inferior de Argentina (Lema *et al.*, 1996). También se registra para el Oligoceno inferior (Quattrocchio *et al.*, 2000). Asimismo se encuentra en el Oligo-Mioceno de la Plataforma continental Argentina (Palamarczuk y Barreda, 2000) y en la provincia de Santa Cruz, Argentina (Barreda y Palamarczuk, 2000a). En la Fm. Chenque del Oligoceno superior al Mioceno en la Patagonia, Argentina (Barreda, 1997c). Además se cuenta con diversos registros durante el Mioceno de Argentina, en la Fm. Chiquimil (Mautino y Anzótegui, 2001), en la Fm. Chinchas (Ottone *et al.*, 1998), en la Fm. Palo Pintado (Anzotegui, 1996) y en la “Serie del Yeso” (Barreda *et al.*, 1998).

Europa – Se ha recuperado en el Mioceno de Wackersdorf/Oberpfalz, Alemania (Thiele-Pfeiffer, 1980).

Género *Corsinipollenites* Nakoman 1965
Especie tipo: *Corsinipollenites oculus noctis* (Thiergart) Nakoman 1965

***Corsinipollenites* sp.1**
(Lámina 3: fig. 21)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Triporado. Poros aspidados, con estructura granular. Exina tectada, psilada de 1µm de grosor. Contorno polar triangular.

Dimensiones: E.E. = 31.8µm (24 – 38.4µm): basado en cuatro especímenes.

Ocurrencia: único a común. **Secciones:** “A” y “B” de Cuayuca y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9334(1): 106.7/14.3; Pb-9334(4): 103.1/9.4, 97.6/11.9; Pb-9343(3): 97.8/9

Afinidad Botánica: Onagraceae.

Registros geocronológicos:

México - En el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en el Oligoceno de la Fm. San Gregorio, Baja California Sur (Martínez-Hernández, en proceso). Onagraceae son registradas también en el Oligo-Mioceno de Chiapas (Biaggi, 1978). En la Fm. Claiborne es citado *Jussitriporites*, un taxa de Onagraceae con diferentes características al de la Fm. Cuayuca (Martínez-Hernández *et al.*, 1980a).

Estados Unidos – *Corsinipollenites* se cita para el Eoceno en el sur de California (Frederiksen, 1989). El género *Ludwigia* fue registrado para el Eoceno superior del Grupo Jackson, estratos adyacentes del Mississippi y del oeste de Alabama (Frederiksen, 1980a). Se cita como Onagraceae en el Eoceno medio de San Diego, California (Frederiksen *et al.*, 1983).

Europa – *Corsinipollenites* fue registrado en el Eoceno del oeste de Inglaterra (Wilkinson y Boulter, 1980).

***Corsinipollenites* sp.2**
(Lámina 3: fig. 20)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Triporado. Poros ligeramente aspidados con estructura granular. Exina tectada, psilada de 0.8µm de grosor. Contorno polar triangular.

Dimensiones: E.E. = 32.8µm x 71.2µm

Ocurrencia: único. **Sección:** “A” de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 95.8/7

Afinidad Botánica: Onagraceae

***Corsinipollenites* sp.3**

(Lámina 4: fig. 2)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Triporado. Poros vestibulados, vestíbulo de 4.8 μ m de alto por 8 μ m de base. Exina tectada, psilada de 0.8-1 μ m de grosor. Contorno polar triangular.

Dimensiones: E.E.= 44.2 μ m (41 - 50 μ m): basado en tres especímenes.

Ocurrencia: raro. *Sección:* Cuayuca sección "B".

Muestra: Pb-9334(4): 96.9/9, 92.3/14.8, 97.8/20

Afinidad Botánica: Onagraceae

Género ***Crotonipollis*** De Lima 1976

Especie tipo: *Crotonipollis araripensis* De Lima 1976

***Crotonipollis* sp.**

(Lámina 4: fig. 21)

Descripción: Mónade, apolar, radiosimétrico. Inaperturado, tectado, suprabaculado. Exina de 2.4 μ m de grosor. Báculos agrupadas en rosetas integradas por 5-6 báculos y exponiendo un distintivo parón crotonoide.

Dimensiones: D = 55 x 52 μ m

Ocurrencia: único. *Sección:* Lagunillas.

Muestra: Pb-9147(2): 95.3/9.1

Afinidad Botánica: *Croton* (Euphorbiaceae)

Género ***Cupuliferoidaepollenites*** Thomson & Thiergart, 1950

Especie tipo: *Cupuliferoidaepollenites liblarensis* Thomson
in Potonié, Thomson & Thiergart 1950

***Cupuliferoidaepollenites* sp.**

(Lámina 4: fig. 3)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolado. Tricolpado. Los colpos presentan un margo. Exina tectada, psilada de 1.6-2 μ m de grosor.

Dimensiones: E.P. = 17.5µm (17-18µm), E.E.= 14µm (13-15µm): dos ejemplares medidos.

Ocurrencia: raro. **Sección:** Cuayuca "A".

Muestra: Pb-9340(1): 95.9/11.3, 95.6/11

Afinidad Botánica: Fagaceae.

Registros geocronológicos:

Estados Unidos – *Cupuliferodaepollenites* se cita para el Eoceno en el sur de California (Frederiksen, 1989); en el Eoceno medio de la Fm.Valey, California (Frederiksen *et al.*, 1983).

Sudamérica - En la Fm. Paso del Sapo (Cretácico superior), se registra *Psilatricolpites* (Papu, 1989) similar al taxón aquí registrado.

Australia – Su rango estratigráfico es del Albiano superior, Cenomaniano, Turoniano en el norte de Australia y en el Cretácico tardío en el centro de Australia (Martin, 1998).

Género *Eucommia* Oliver

Eucommia sp.

(Lámina 4: fig. 8)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrico, suboblado. Tricolporoidado. Presenta dos colpos largos de 24µ y uno corto de 17.6µm. Exina psilada de 0.8-1µm de grosor.

Dimensiones: E.P. = 27.6µm (22-35µm), E.E. = 22.5 (17-27µm): basado en trece especímenes.

En vista polar: E.E. = 27µm (24-30µm): basado en cinco especímenes.

Ocurrencia: único a común. **Secciones:** "A" y sección principal de Cuayuca, así como en el bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9334(1): 107/14.7, 100.6/4, 95.5/6, 93.6/6.5, 101.4/7, 101/9.5, 105.7/12, 95/14.2, 103/16.4, 102.4/17.2, 96.1/19.6, 100.7/20.1, 90.5/18.5, 105.9/5, 95.6/13, 94.9/14.7, 105.2/16.9, 108.2/18.8

Afinidad Botánica: *Eucommia* (Eucommiaceae).

Observaciones: Una característica particular de *Eucommia* es la presencia de dos colpos largos alineados y el tercer colpo, notablemente más corto, está ligeramente desfasado con respecto a los otros dos.

Registros geocronológicos:

México – En la Fm. Pie de Vaca del Eoceno superior – Oligoceno inferior (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999). También en Oligoceno de la Fm. San Gregorio (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, en proceso).

Estados Unidos – Un ejemplar similar (tricolporoidado; lámina 39: fig. 13) fue recuperado en el Eoceno medio de Kisinger, Wyoming (Leopold, 1974). Registrado para la Fm. El Elki (Eoceno), Nevada (Wingate, 1983). *Eucommia* tricolporada se encontró para el Eoceno inferior – Eoceno medio del la Costa Golfo (Frederiksen, 1988). Otra *Eucommia* también tricolporada fue recuperada del Eoceno medio de San Diego California en la Fm. “Hominy Peak” (Leopold in Love *et al.*, 1978) y en el Oligoceno superior de la Fm. Florissant, Colorado (Leopold y Scott, 2001).

Europa – Otra *Eucommia* de características semejantes a la encontrada en la Fm. Cuayuca, es la ilustrada para el Eoceno inferior de Paris, por Gruas-Cavagnetto (1978, lámina 12, figs. 1-8).

Género *Favitricolporites* Sah 1967

Especie tipo: *Favitricolporites eminens* Sah

***Favitricolporites* sp.**

(Lámina 4: fig. 4)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporado sincolpado. Colpos con margo de 1 μm . Exina subtectada, reticulada, homobrocada de 1 μm de grosor. Contorno polar circular.

Dimensiones: E.E. = 16 μm : basado en dos especímenes.

Ocurrencia: único. **Secciones:** En la sección principal y “A” de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 101.4/6.2

Afinidad Botánica: Relacionado probablemente con *Aeschynomene* (Fabaceae), aunque Sah (1967) menciona que morfológicamente se encuentra relacionado con *Protea* (Proteaceae).

Comparación – En el Eoceno medio de San Diego California Frederiksen *et al.* (1983) citan a un taxa muy similar al encontrado en la Fm. Cuayuca y de dimensiones muy afines (16-17 μm), la ornamentación es finamente reticulada y los colpos presentan un engrosamiento de menor grosor (0.5 μm). El taxa mostrado en la presente investigación difiere de *Favitricolporites microreticulatus*, ya que este último es de mayores dimensiones (36-50 μm)

y tiene un margo de menor grosor. Por otro lado, Sah (1967) describe otro taxa de menores dimensiones (22 μm), finamente reticulado pero el no observó un margo.

Observaciones: Una característica de este taxón es la presencia de sincolpía y el fino retículo. Por otro lado, no existen para México, reportes donde se muestre en vista meridional, lo cual permitiría describir detalladamente la endoabertura y compararla con más detalle con la de San Diego California.

Registros geocronológicos:

Estados Unidos – En el Eoceno medio de California, Fm. Misión Valley (Frederiksen *et al.*, 1983).

Género *Glycydendron* Ducke.

Tipo *Glycydendron*

(Lámina 4: fig. 9)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado, intectado, equinado. Espinas gruesas en la base y muy finas en el ápice, la base de las mismas forma un retículo irregular de 4-5 μm de diámetro. Espinas de 1.2 a 2 μm de alto.

Dimensiones: E.E. = 31 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** cantera principal de Cuayuca.

Muestra: Pb-9137(1): 99.6/7.3

Afinidad Botánica: semejante al género *Glycydendron* (Euphorbiaceae).

Género *Intratriporopollenites* Thomson y Pflug *emend.* Mai 1961

Especie tipo *Intratriporopollenites instructus* (Potonié) Thomson y Pflug 1953

Intratriporopollenites sp.

(Lámina 4: fig. 17)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Triporado, planaberturado. Poros anulados, anulus de 1 μm de grosor. Exina subtectada de 0.5 μm de grosor, homobrocada, lúminas de alrededor de 1 μm de grosor.

Dimensiones: E.E. = 20 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** Sección Cuayuca "A".

Muestra: Pb-9340(1): 87.8/17.3

Afinidad Botánica: Su afinidad es probablemente con *Mortonioidendron* (Graham, 1979) ó *Tilia*, ambos de la familia Tiliaceae. También puede relacionarse con *Fremontodendron* (Sterculiaceae).

Comparaciones: Las dimensiones de la exina son menores que aquella registrada para Argentina, asimismo, el diámetro ecuatorial es mayor en la especie de la Patagonia. El polen recuperado de la Fm. Cuayuca es muy similar en características y dimensiones al reportado para la Fm. Gatun del Plioceno con 22 μm (Graham, 1979: fig. 2), donde menciona que las dimensiones pueden llegar a variar de 18 a 27 μm . *Mortonioidendron* (Tiliaceae) es citado para la Fm. Gatuncillo del Eoceno medio-superior de Panamá con dimensiones comprendidas entre 23-32 μm (Graham, 1985).

Registros geocronológicos:

México – Biaggi (1978) cita *Tilia* de características semejantes a *Intratropollenites*. *Tilia* también es registrado en Pichucalco (Palacios y Rzedowski, 1993). Este tipo de polen también fue recuperado del Plioceno de la Fm. Paraje Solo, Veracruz (Graham, 1976).

Estados Unidos – Un taxa similar es citado para el Eoceno superior del Grupo Jackson (Frederiksen, 1980a: lámina 14, figura 17). En el Eoceno medio de Claiborne, Tennessee, se muestra un taxa similar en la lámina 29; figs. 91 y 92, citándose como Bombacaceae, Sterculiaceae, Tiliaceae? (Elsik y Dilcher, 1974). Otro taxa similar, *Tiliaepollenites*, es registrado para el Eoceno superior del Grupo Jackson (Tschudy y van Loenen, 1970: lámina 5, figs. 11a y 11b). Un taxa determinado como *Tilia* del Eoceno medio de Kisinger presenta características similares al encontrado en la Fm. Cuayuca (Leopold, 1974: lámina 44, fig.18). Por último, *Intratropollenites ceciliensis* de características semejantes es citado para el Eoceno de California (Frederiksen, 1989: tabla 5, figs. 2 y 3).

Centroamérica - Esta presente en el Mioceno de la Fm. Gatun de la zona del Canal y en el Pleistoceno de la misma zona (Graham, 1979).

Sudamérica - En la Fm. Chenque del Oligoceno superior al Mioceno de la cuenca Golfo San Jorge, en la Patagonia, Argentina (Barreda, 1997e).

Europa – En Francia se registran varias especies del género *Intratropollenites* del Eoceno de la cuenca “Anglo-Parisien” (Gruas-Cavagnetto, 1978), sin embargo ninguno presenta similitud con el de la Fm. Cuayuca.

Género: *Landolphia* Pal.
aff. *Landolphia*
(Lámina 4: fig. 1)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporado. Endoabertura con costae transversal convergente y márgenes meridionales indistinguibles. Exina subtectada de 0.8-1 μm de grosor, microrreticulado. Area polar grande.

Dimensiones: E.E. = 30.5 μm (27-34 μm), E.E. = 30 μm (27 – 33 μm): basado en dos especímenes. En vista polar: E.E. = 28 μm (27-29 μm): basado en dos especímenes.

Ocurrencia: único a común. **Secciones:** Cuayuca A y B, Lagunillas y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9334(1): 101.1/7.2, 101.6/9.7; Pb-9334(4): 100/20.2, 99.3/20.2

Afinidad Botánica: Probablemente relacionado con *Landolphia* (Apocynaceae).

Leguminosaepites Baksi & Deb 1976
Especie tipo: *Leguminosaepites hoffmeisteri* Baksi & Deb 1976

Leguminosaepites sp.1
(Lámina 4: fig. 12-13)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolado. Tricolporoidado. Exina subtectada, microrreticulada de 1.2 μm de grosor, lúminas de 0.5 μm o menores.

Dimensiones: E.P. = 32 μm , E.E. = 26 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 97.7/13.2

Afinidad Botánica: Probablemente con la familia Leguminosae.

Leguminosaepites sp.2
(Lámina 4: figs. 14-15)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolato. Tricolporado. Endoabertura prolongada de 7x3 μm . Exina tectada, con patrón microrreticulado y perforaciones aisladas, de 1 μm de grosor.

Dimensiones: E.P. = 30 μm , E.E. = 18 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** Bloque Caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-8890(1): 88.2/13

Afinidad Botánica: Probablemente con la familia Leguminosae.

Leguminosaepites sp.3
(Lámina 4, figs. 19-20)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolato. Tricolporado. Endoabertura circular de 2µm de diámetro. Exina tectada, perforada de 1µm de grosor.

Dimensiones: E.P. = 22µm, E.E. = 15µm

Ocurrencia: único. *Sección:* Bloque Caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-8890(1): 91.2/10.3

Afinidad Botánica: Probablemente con la familia Leguminosae.

Leguminosaepites sp.4
(Lámina 5: fig. 7)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporado. Exina tectada de 1µm de grosor, suprareticulada, heterobrocada. Contorno polar circular.

Dimensiones: E.E. = 25µm

Ocurrencia: único. *Sección:* Cuayuca "A".

Muestra: Pb-9334(4): 103.7 /13.7

Afinidad Botánica: Relacionado probablemente la familia Leguminosae.

Leguminosaepites sp.5
(Lámina 4: figs. 11, 16)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolato. Tricolporado. Endoabertura lalongada de 6 x 5µm. Exina tectada, foveolada de 1µm de grosor con patrón microrreticulado.

Dimensiones: E.P. = 27µm, E.E. = 21µm

Ocurrencia: único. *Sección:* Bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-8890(1): 103.3/19.1

Afinidad Botánica: Relacionado con la familia Leguminosae.

Género: *Linum* Linnaeus

Tipo *Linum*
(Lámina 4: figs. 22, 23)

Descripción: Monade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado. Colpos con bordes irregulares. Exina subtectada, microrreticulada a microrreticulada-estriada, supragemada. Gemas de 2-3.5 μ m distribuidas irregularmente sobre la superficie del grano. Relación sexina: nexina 2:1. Área polar pequeña.

Dimensiones: E.E. = 48-53 μ m

Ocurrencia: único. *Sección:* Cuayuca "A".

Muestra: Pb-9334(1'): 94.5/8

Afinidad Botánica: Probablemente con el género *Linum* (Linaceae).

Registros geocronológicos:

Europa – Se registró en el Eoceno medio – Oligoceno inferior de la cuenca Ebro, España (Cavagnetto y Anadón, 1996).

Género *Lymingtonia* Erdtman 1960
Especie tipo: *Lymingtonia rhetor* Erdtman

Lymingtonia sp.
(Lámina 4: fig. 10)

Descripción: Mónade, apolar, radiosimétrico, esférico. Pericolpado. Colpos con membrana microverrugada de 7.9 μ m (5.6-19 μ m) de largo y 3.4 (2.4-4 μ m) de ancho. Exina subtectada, microrreticulada de 0.8 μ de grosor.

Dimensiones: D = 29.7 μ m (28-31 μ m): basado en cuatro especímenes.

Ocurrencia: común. *Sección:* Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 93.6/7.7, 100.5/9.2, 94.6/16.7, 103.3/19.6

Afinidad Botánica: Probablemente Nyctaginaceae

Registros geocronológicos:

Estados Unidos – citado para el Eoceno inferior de Tennessee (Elsik y Dilcher, 1974) y en el Eoceno superior del Grupo Jackson, estratos adyacentes del Mississippi y del oeste de Alabama (Frederiksen, 1980a).

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Isla del caribe – en el Eoceno medio de la Fm. Saramaguacán, Cuba (Graham *et al.*, 2000; Graham, 2000).

Sudamérica – *Lymingtonia?* se registra en la “Serie del Yeso” del Mioceno medio, Argentina (Barreda *et al.*, 1998).

Pacífico sur – El género *Lymingtonia cenozoica* con 12 colpos alineados formando cuadrados se registra para el Oligoceno superior – Mioceno inferior de Nueva Zelanda (Pocknall y Mildenhall, 1984).

Género *Magnaperiporites* González 1967

Especie tipo: *Magnaperiporites spinosus* González 1967

Magnaperiporites sp.

(Lámina 5: fig. 1)

Descripción: Mónade, apolar, radiosimétrico, esférico. Periporado. Distancia entre poros de 8-10µm. Exina tectada, perforada supramicroequinada de 5µm de grosor con patrón areolado. Espinas cortas de 1µm de altura. Relación sexina: nexina 3:2.

Dimensión: D.= 65µm

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca “A”.

Muestra: Pb-9334(4): 100/9.3

Afinidad Botánica: Relacionado con Nyctaginaceae

Observaciones: Característica importante de *Magnaperiporites* es la presencia de una exina gruesa tectada, supraequinada y las columelas infratectales formando un típico patrón areolado.

Registros geocronológicos:

Sudamérica – González-Guzmán (1967) describe a *M. spinosus* encontrado en sedimentos del Eoceno inferior a medio en Colombia, especie que se caracteriza por tener mayores dimensiones (90 - 150µm) y exina muy gruesa (13.5µm).

África – En el Oligoceno de Camerún fue recuperado *M. spinosus* (Salard-Chebodaeff, 1979).

Género *Malpighiaceoidites* Takahashi & Jux 1989
Especie tipo: *Malpighiaceoidites periporifer* Takahashi & Jux 1989

Malpighiaceoidites sp.
(Lámina 5: figs. 2, 7)

Descripción: Monade, apolar, radiosimétrico. Perisincolporado. Presenta de 6 – 8 poros distribuidos irregularmente sobre la superficie del grano, algunos de ellos unidos por una sincolpía. Exina tectada, supverrugada de 1.5-2 μ m de grosor. Verrugas supratectales de tamaño irregular: verrugas grandes de 2-4 μ m y verrugas chicas de 0.5-1 μ m.

Dimensiones: D = 29.9 μ m (25 - 33.6 μ m): basado en tres especímenes.

Ocurrencia: raro. **Sección:** "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(1): 105.1/7.6; 102.7/18.3. Pb-9340(2): 94.9/4.3; 92.1/14.4

Afinidad Botánica: Malpighiaceae.

Registros geocronológicos:

México – Se ha registrado un taxa similar en las Fosforitas de Baja California Sur del Oligoceno (Martínez y Ramírez, en proceso)

Centroamérica – La familia Malpighiaceae es reportada para la Fm. Gatucillo del Eoceno (Graham, 1985), en la Fm. La Culebra del Mioceno inferior (Graham, 1988a) y en la Fm. La Boca también del Mioceno de Panamá (Graham, 1989). Es importante mencionar que de los diversos especímenes encontrados en Centroamérica, ninguno presenta similitud al encontrado en la Fm. Cuayuca.

Isla del caribe – Malpighiaceae han sido recuperadas de una sección Mio-Pliocénica de Haití (Graham, 1990b).

Sudamérica – Se registró *Perisyncolporites pokorny* es registrado para el Mioceno de Venezuela, sin embargo este espécimen presenta una exina más gruesa y las rúgulas son más finas que el ejemplar de la Fm. Cuayuca (Lorente, 1986).

Género *Malvacipollis* Harris 1965
Especie tipo: *Malvacipollis diversus* Harris 1965

Malvacipollis spinulosa Frederiksen 1983
(Lámina 5: fig. 6)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, esférico. Estefanoporado. Poros anulados distribuidos zonalmente. Exina tectada, supraequinada. Espinas sólidas de 1 a 1.2 μ m de altura, distribuidas homogéneamente sobre la superficie del grano. Contorno ecuatorial circular.

Dimensiones: E.E. = 25 μ m (23 - 27 μ m): basado en tres especímenes.

Ocurrencia: raro. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 94/7, 100.3/20.9, 108.7/21.5

Afinidad Botánica: Probablemente con la familia Malvaceae.

Comparaciones: *M. spinulosa* presenta características similares a *Echiperiporites icacinoides* (Salard-Cheboldae, 1975) aunque esta última presenta un menor número de poros anulados (4) y se le relaciona con la familia Icacinaceae, mientras que *M. spinulosa* se relaciona con la familia Malvaceae. Sin embargo, en la descripción de *E. icacinoides* se menciona que las espinas son suprategales y no que comienzan en la base de la sexina, como es el caso de algunas Icacinaceae (Lobreau-Callen, 1972).

Registros geocronológicos:

México – Registrado para el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

Estados Unidos – Se registró en la Fm. Silverado (Paleoceno tardío) de California (Gaponoff, 1984). Para el Paleoceno-Oligoceno de Carolina del Sur (Frederiksen, 1980b); en el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. “The Elko” en Nevada (Wingate, 1983). Este taxa es citado como *Echiperiporites* por Tschudy (1973) en el Eoceno de la bahía del Mississippi. En el Eoceno medio de San Diego California (Frederiksen *et al.*, 1983).

Sudamérica - *Malvacipollis subtilis* es registrada en la “Serie del Yeso” del Mioceno medio, Argentina (Barreda *et al.*, 1998).

Género *Margocolporites* Ramanujam 1966 ex Srivastava 1969b
emend. Pocknall y Mildenhall 1984

Especie tipo: *Margocolporites tsukadai* Ramanujam 1966 ex Srivastava 1969a

Margocolporites vanwijhei Germeraad, Hopping & Müller 1968
(Lámina 5: fig. 5)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporado. Endoabertura lalongada de $5.6\mu\text{m} \times 2.4\mu\text{m}$. Exina subtectada, reticulada, heterobrocada de $1.2\mu\text{m}$ de grosor. Lúminas de $0.8 - 1.6\mu\text{m}$, muros simplicolumelados, membrana colpal con báculas finas libres.

Dimensiones: En vista meridional E.P. = $34\mu\text{m}$ E.E. = $38\mu\text{m}$ En vista polar: E.E. = $34.3\mu\text{m}$ ($27 - 44\mu\text{m}$): basado en cuatro especímenes.

Ocurrencia: raro. **Sección:** Sección Cuayuca "A".

Muestra: Pb-9344(1): 100.3/7, 92.4/11.7; Pb-9344(4): 93.6/10.4, 92.8/16.2, 103.3/9.7

Afinidad Botánica: *Caesalpinia* (Leguminosae).

Comparaciones: Existe una especie similar, con muros simplibaculados en la Formación Chenque de la Patagonia del Oligoceno superior - Mioceno, Argentina (Barreda, 1997c). Se registró un taxón de mayores dimensiones ($42-43\mu$) en el Mioceno inferior de la Formación Chinchas, Argentina (Ottone *et al.*, 1998).

Registros geocronológicos:

México – Registrada para el Oligoceno de la Fm. San Gregorio, Baja California Sur (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, en proceso).

Sudamérica – Fm. Chenque del Oligoceno superior al Mioceno en la Patagonia, Argentina (Barreda, 1997c). También se registró en el Mioceno inferior de la Fm. Chinchas, Argentina (Ottone *et al.*, 1998). En la "Serie el Yeso", provincia de San Juan del Mioceno medio, Argentina (Barreda *et al.*, 1998).

Margocolporites sp.
(Lámina 5: fig. 20)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporado. Colpos con membrana verrugada. Exina subtectada, de $0.8\mu\text{m}$ de grosor, reticulada, heterobrocada. Lúminas de $1-2$ de $0.8\mu\text{m}$ de grosor disminuyendo de diámetro hacia los polos y hacia la zona abertural.

Dimensiones: E.E. = 45µm

Ocurrencia: único. **Sección:** Sección Cuayuca “A”.

Muestra: 9340(1): 95.7/12.8

Afinidad Botánica: *Caesalpinia* (Leguminosae).

Género *Momipites* Wodehouse 1933

Especie tipo: *Momipites coryloides* Wodehouse 1933

Momipites coryloides Wodehouse

(Lámina 5: fig. 3)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Triporado. Poros zonales equidistantes. Exina tectada, psilada de 1µm de grosor. Contorno polar triangular.

Dimensiones: E.E.= 17.8µm (14 – 20µm): basado en cinco especímenes.

Ocurrencia: único a frecuente. **Secciones:** sección principal y A de Cuayuca, Tzompahuacan, Lagunillas, bloque levantado y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9138'(1): 92.2/2.8, 97.4-4; Pb-9334(4): 102.3/6.4; Pb-9340(2): 95.6/4.5, 98.7/18.4

Afinidad Botánica: *Engelhardtia/Alfaroa* (Juglandaceae).

Registros geocronológicos:

México - En el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999); en el Oligoceno de las Fosforitas de la Fm. San Gregorio (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, en proceso). El género *Engelhardtia* ha sido encontrado en el Oligo-Mioceno de Chiapas (Langenheim *et al.*, 1967).

Estados Unidos – Registrado en el Cretácico superior – Paleoceno del noroeste de Colorado se presentó en un 40% (Newman, 1965); en el Paleoceno superior de Carolina del Sur (Van Pelt *et al.*, 2000); en el Eoceno superior de Yazoo Clay del Mississippi (Tschudy y Van Loenen, 1970). Además en el Eoceno superior del Grupo Jackson, estratos adyacentes del Mississippi y del oeste de Alabama (Frederiksen, 1980a). También presente en el Paleoceno-Eoceno superior de Carolina del Sur (Frederiksen, 1980b). Registrado como *Triatriopollenites coryphaeus* para el Eoceno de la bahía del Mississippi (Tschusy, 1973). *Momipites* aff. *coryloides* es recuperado del Mioceno de Massachusetts (Frederiksen, 1984). El género *Engelhardtia* se registra en el Eoceno inferior de Tennessee (Elsik y Dilcher, 1974).

Centroamérica – *Engelhardia* se ha recuperado en la Fm. Gatuncillo del Eoceno de Panamá (Graham, 1985). *Alfaroa/Engelhardia* son citadas en la Fm. La Cucaracha (Graham, 1988b) y la Fm. La Boca (Graham, 1989), ambas del Mioceno inferior de Panamá.

Islas del Caribe - *Engelhardia* es citada para el Oligoceno de la Fm. San Sebastián, Puerto Rico (Graham y Jarzen, 1969). *Alfaroa/Oreomunnea* de 28-30 es reportado para el Mio-Plioceno de Haití (Graham, 1990b).

Europa - Registrado como *Momipites* Grupo A en el Eoceno del oeste de Inglaterra (Wilkinson y Boulter, 1980).

Momipites microcoryphaeus (Potonié) Nichols 1973
(Lámina 5: fig. 4)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Triporado. Poros zonales equidistantes. Exina tectada, psilada de 0.8µm de grosor. Exina generalmente con dobleces. Contorno polar triangular.

Dimensiones: E.E. = 22.2µm (18 – 25µm): basado en cinco especímenes.

Ocurrencia: de raro a frecuente. **Secciones:** secciones principal, A y B de Cuayuca, bloque levantado y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9334(4): 97.5/22.7, 101.8/16, 98.1/18.5, 98.3/20.5, 90.8/16.3

Afinidad Botánica: *Engelhardtia/Alfaroa* (Juglandaceae).

Registros geocronológicos.

México – En el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

Estados Unidos – Tschudy y van Loenen (1970) citan a *Momipites* cf. *microcoryphaeus* en el Eoceno superior del Grupo Jackson del Mississippi.

Momipites tenuipolus Anderson 1960
(Lámina 5: fig. 8)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Triporado. Poros zonales, equidistantes. Exina tectada, psilada de 0.8µm de grosor. Se observa un adelgazamiento de la exina en el apoporium. Contorno polar triangular.

Dimensiones: E.E. = 17.3 µm (16.8-18 µm): basado en tres especímenes.

Ocurrencia: único. **Secciones:** Cuayuca “A” y sección bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-8872(2): 101/8.8; Pb-8898(3): 98.6/4.4; Pb-9334(4): 91.9/13

Afinidad Botánica: *Engelhardtia/Alfaroa* (Juglandaceae).

Registros geocronológicos:

Estados Unidos – Se registró en la Fm. Silverado (Paleoceno superior) de California (Gaponoff, 1984) así como en el Paleoceno del Noreste de Virginia (Frederiksen, 1979; Frederiksen, 1998), en el Eoceno inferior de la Costa Golfo este de E.U. (Frederiksen, 1988) y en el Paleoceno-Eoceno inferior de Carolina del Sur (Frederiksen, 1980b).

Familia **Moraceae** Link.

Tipo **Moraceae**

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, oblato esferoidal. Diporado. Exina tectada, psilada, de 0.5µm de grosor.

Dimensiones: E.P. = 15µm, E.E. = 16µm

Ocurrencia: único. **Secciones:** secciones principal y A de Cuayuca.

Muestra: Pb-9148'(1): 94.9/2.3

Afinidad Botánica: Moraceae.

Género *Mutisiapollis* Macphail y Hill 1994

Especie tipo: *Mutisiapollis patersonii* Macphail y Hill 1994.

Mutisiapollis sp.

(Lámina 5: fig. 13)

Descripción: Monade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporado. Endoabertura lalongada de 12 µm por 4.8 µm. Exina tectada, supramicroequinada. Exina de 3.2µm de grosor en el ecuador y 2.4µm en los polos, columelado. Espinas supratectales menores a 0.5 µm de alto.

Dimensiones: E.P. = 38.4µm, E.E. = 24.8µm

Ocurrencia: único. **Secciones:** Bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-8872(3): 94.4/10.4

Afinidad Botánica: *Mutissia* (Compositae).

Observaciones: *Mutisiapollis* presenta exina de diferente grosor; en el ecuador la exina se ensancha, mientras que hacia los polos la exina se reduce considerablemente.

Registros geocronológicos:

Centroamérica – Un elemento de Mutisieae fue registrado en la Fm. Gatum del Mioceno de Panamá (Graham, 1990a).

Sudamérica – Se le ha registrado en el Mioceno medio de la “Serie el Yeso” en la Provincia de San Juan, Argentina (Barreda *et al.*, 1998).

Género *Myrtaceidites* Cookson y Pike 1954 ex Potonié 1960
Especie tipo: *Myrtaceidites mesonesus* Cookson & Pike ex Potonié 1960

Myrtaceidites sp.
(Lámina 5: fig. 12)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporado-sincolporado. Exina tectada suprarugulada de 0.8μ de grosor, con engrosamiento circular en la región polar central, disminuyendo el ancho del grosor hacia las aberturas.

Dimensiones: E.E. = $22\mu\text{m}$

Ocurrencia: único a raro. **Secciones:** “B” de Cuayuca, y secciones bloque levantado y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9340(1): 96/11.4

Afinidad Botánica: Myrtaceae

Registros geocronológicos:

México – En la Fm. Pie de Vaca del Eoceno superior – Oligoceno inferior (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en el Oligoceno de la Fm. San Gregorio (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, en proceso) y en la Fm. la Quinta (Biaggi, 1978).

Centroamérica – Myrtaceae de los géneros *Eugenia/Myrcia* fue recuperado de la Fm. Gatuncillo de Panamá de edad Eocénica (Graham, 1985).

Sudamérica – En el límite Paleoceno superior – Eoceno inferior (Lema *et al.* 1996) y en el Paleoceno de la Fm. Pedro Luro, ambos en Argentina (Ruiz y Quattrocchio, 1997).

Género *Perisyncolporites* Germeraad, Hopping & Muller 1968

Especie tipo: *Perisyncolporites pokornyi* G.H.M.

Perisyncolporites sp.

(Lámina 5: fig. 19)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrico, apolar. Perisincolporado. Los colpos presentan 1-2 endoaberturas circulares con ligeros engrosamientos. Endoabertura de 2.5 - 4 μm . Aberturas distribuidas irregularmente sobre la superficie del grano, en ocasiones localizadas donde se anastomosan los colpos. Exina tectada de 0.8-1 μm de grosor, ligeramente suprarugulado, columelas imperceptibles.

Dimensiones: D = 34.4 μm x 32 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca "A".

Muestra: Pb-9334(4): 104.2/20.7

Afinidad Botánica: Probablemente con la familia Malpighiaceae

Género *Polyadopollenites* Pflug & Thomson in Thomson & Pflug 1953

Especie tipo: *Polyadopollenites multipartitus* Pfl. In Th. & Pfl.

Polyadopollenites aff. *pflugii* Cavagnetto & Guinet 1994

(Lámina 5: fig. 14)

Descripción: Poliada de 16 granos: 8 granos centrales y 8 en la periferia. Granos inaperturados. Exina tectada, rugulada. Contorno polar de las mónadas exagonal o cuadrangular.

Dimensiones: Poliada = 48.8 μm x 46.4 μm Mónadas: E.E = 17.8 μm (16-20 μm), E.P. = 12.8 μm (11.2 – 14.4 μm)

Ocurrencia: único. **Sección:** "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 100/8.6

Afinidad Botánica: Relacionada con el género *Acacia* (Leguminosae).

Comparaciones: *Polyadopollenites pflugii* es similar al taxón de la Fm. Cuayuca ya que presenta 16 granos y la poliada mide 45 μm de diámetro, la exina esta desprovista de columelas. Sin embargo, las diferencias son que *Polyadopollenites* de Cuayuca es ligeramente suprarugulada y sin aberturas aparentes, mientras que *P. pflugii* es casi lisa con poros angulares poco distinguibles (Cavagnetto y Guinet, 1994). *Acacia myriosporites* de 16

granos es citada para el Oligoceno tardío – Mioceno temprano, difiere de la recuperada para la Fm. Cuayuca, por ser psilada (Pocknall y Mildenhall, 1984).

Registros geocronológicos:

México – El género *Acacia* se registra en el Eoceno tardío – Oligoceno temprano de la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en el Oligoceno de la Fm. San Gregorio, Baja California Sur (Martínez-Hernández, en proceso). De igual manera, en el Oligo-Mioceno de Chiapas (Biaggi, 1978), así como durante el Neógeno (Palacios y Rzedowski, 1993).

Centroamérica – Una especie de *Acacia* de 16 mónadas fue recuperada de la Formación la Culebra del Mioceno Inferior de Panamá (Graham, 1988a).

Isla del caribe – *Acacia* de 16 granos es reportada por Graham y Jarzen (1969) en la Fm. San Sebastián (Oligoceno) en Puerto Rico.

Sudamérica – *Acacia* spp. han sido recuperadas en el Mioceno tardío de la Formación Parana, Argentina (Anzotegui y Garrilla, 1985). *A. myriosporites* ha sido citado en el Neógeno de la Cuenca del Colorado, Argentina (Guler *et al.*, 2001).

Europa – *Polyadopollenites pflugii* se ha registrado en el Oligoceno temprano de la cuenca Ebre, España (Cavagnetto y Guinet, 1994).

Pacífico sur – *Acacia myriosporites* en el Oligoceno tardío – Mioceno temprano de Nueva Zelanda (Pocknall y Mildenhall, 1984).

***Polyadopollenites* sp. 1**
(Lámina 5: fig. 18)

Descripción: Poliada de 16 granos: 8 granos centrales y 8 en la periferia. Granos sincolpados. Exina tectada foveolada, columelada, contorno de las mónadas irregular. Exina de 0.8 – 1.6µm de grosor.

Dimensiones: Poliada de 36.8µm

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca “A”.

Muestra: Pb-9334(4): 98.5/9

Afinidad Botánica: Relacionada con el género *Acacia* (Leguminosae).

Género *Polygalacidites* Sah & Dutta 1966
Especie tipo. *Polygalacidites clarus* Sah & Dutta 1966

Polygalacidites sp.
(Lámina 6: fig. 5)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolato. Estefanocolporado. Colpo transversal ecuatorial. Exina tectada, psilada de 1.2µm de grosor.

Dimensiones: E.P. = 20µm, E.E. = 11µm

Ocurrencia: único. **Sección:** "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9340(1): 101.4/12.6

Afinidad Botánica: Polygalaceae.

Registros geocronológicos:

México – En la Fm. Pie de Vaca del Eoceno superior – Oligoceno inferior (Martínez-Hernández, 1999) y en la Fm. San Gregorio (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, en proceso).

Género *Psilatricolporites* Van der Hammen 1956
ex van der Hammen y Wijmstra 1964

Especie tipo: *Psilatricolporites operculatus* van der Hammen & Wijmstra 1964

Psilatricolporites operculatus
(Lámina 5: fig. 9)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado con pontoperculo. Pontopertulo de 0.8µm de ancho. Exina tectada, escabrada, de 0.8µm de grosor. Área polar media (0.35). Contorno polar oval triangular.

Dimensión: E.E. = 20µm

Ocurrencia: raro. **Sección:** Cuayuca "A".

Muestra: Pb-9334(4): 101.8/7.2

Afinidad Botánica: *Alchornea* (Euphorbiaceae).

Comparaciones: *Alchornea* de 22 µm es encontrada en el Oligoceno de la Fm. San Sebastián, Puerto Rico (Graham y Jarzen, 1969). Otra *Alchornea* parecida a la encontrada en la Fm. Cuayuca es la citada para la secuencia Uscari del Mioceno inferior de Costa Rica de 25 µm

(Graham, 1987). Un espécimen de 20 μm también fue recuperado de la Fm. La Culebra del Mioceno inferior de Panamá (Graham, 1988a). En la Fm. La Cucaracha del Mioceno inferior (Graham, 1988b) se reporta una *Alchornea* psilada pontoperculada de 15-21 μm . De igual manera se registra un elemento similar en la Fm. La Boca, Panamá (Graham, 1989) de psilado a finamente escabrado y con dimensiones de 18-20 μm .

Registros geocronológicos:

México – Biaggi (1978) cita *Alchornea* para el Oligoceno –Mioceno de Chiapas. Recuperada en el Plioceno de Veracruz (Graham, 1975).

Estados Unidos – Un taxa indeterminado que fue nombrado como tricolporado, sin embargo, se observa que presenta un claro operculo fue recuperado en el Eoceno medio de Kisinger (Leopold, 1974: Lámina 42 fig. 26).

Centroamérica – Ha sido recuperada del Mioceno inferior de la Formación Culebra (Graham, 1988a); Mioceno inferior de la secuencia Uscari, Costa Rica (Graham, 1987); en el Pleistoceno de Panamá (Bartlett y Barghoorn, 1973); y en el Pleistoceno de El Salvador y Guatemala (Tsukada y Deevey, 1967 in Graham, 1987); Mioceno inferior, Formación La Boca, Panamá (Graham, 1989).

Islas del Caribe – En el Oligoceno de Puerto Rico (Graham y Jarzen, 1969); Mioceno superior al Plioceno medio de Haití (Graham, 1990b).

Sudamérica – Esta registrado para el Eoceno y Mioceno de Venezuela (Lorente, 1986). También se registró en el Oligoceno y Mioceno inferior de Venezuela (Rull, 2001; 2003); Eoceno medio de Tibu, Colombia (Gonzalez-Guzman, 1967); y para Brasil (Regali *et al.*, 1974). Se le encontró en el Oligoceno superior – Mioceno de la Provincia Santa Cruz, Argentina (Barreda y Palamarczuk, 2000a).

***Psilatricolporites* sp.1**

(Lámina 5: fig. 19)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, oblado esferoidal. Tricolporado con pontoperculo. Endoabertura con bordes paralelos y márgenes meridionales imperceptibles, pontoperculo de 2 μ de grosor. Exina subtectada, microrreticulada de 0.8 μm de grosor. Lúminas menores a 0.8 μm .

Dimensiones: E.P.= 23 μm , E.E.= 23 μm

Ocurrencia: raro. **Sección:** Cuayuca “A”.

Muestra: Pb-9334(4): 94.6/21.9

Afinidad Botánica: Relacionado con Euphorbiaceae. El género *Chiropetalum* (Euphorbiaceae) es de características morfológicas muy similares, sin embargo las aberturas que presenta son colpos, en contraste, el taxa de Cuayuca es claramente tricolporado.

Registros geocronológicos:

México – En el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca en Tepexi de Rodríguez, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

África – Se ha registrado en el Oligoceno y Mioceno de Camerún (Salard-Chebouldaeff, 1979).

Género *Pterocaryapollenites* Raatz (1937) 1938 ex Potonié 1960

Pterocaryapollenites sp.

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Pentaporado. Aberturas zonales, poros de 2.5µm. Exina tectada psilada de 0.8µm de grosor.

Dimensiones: E.E. = 21µm

Ocurrencia: único. **Sección:** “A” de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 98.2/6.4

Registros geocronológicos:

México – Recuperado de la Fm. Pie de Vaca del Eoceno superior – Oligoceno inferior (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999) y en la Fm. la Quinta del Oligo-Mioceno (Biaggi, 1978).

Estados Unidos – Amplia distribución en las cuencas del Terciario de las montañas rocosas a partir del Eoceno inferior (Leopold y Mac Ginitie, 1972). Registrado para el Mioceno de Massachussets (Frederiksen, 1984).

Afinidad Botánica: *Pterocarya* (Juglandaceae).

Género *Rhamnaceapollenites* Thielle-Pfeiffer 1980
Especie tipo: *Rhamnaceapollenites triquetrus* Thielle – Pfeiffer 1980

Rhamnaceapollenites sp.
(Lámina 5: fig. 10)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporado. Endoabertura 5x4 μ m con ligeros engrosamientos. Exina subtectada, reticulada a tectado perforada, heterobrocada. Lumenes <1 μ m, muros del mismo tamaño del lumen.

Dimensiones: E.P. = 16 μ m (13-19 μ m) E.E. = 13 μ m dos ejemplares medidos.

Ocurrencia: raro. **Sección:** "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 7/93.3, 91.4/7.2

Afinidad Botánica: Rhamnaceae.

Género *Rhoipites* Wodehouse 1933
Especie tipo: *Rhoipites bradleyi* Wodehouse 1933

Rhoipites aff. *aralioides* Pocknall & Mildenhall 1984
(Lámina 6: figs. 6, 7)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolato. Tricolporado. Endoabertura lalongada de 12x3 μ m. Exina subtectada, reticulada, homobrocada de 1 μ m de grosor.

Dimensiones: E.P. = 27 μ m, E.E. = 22 μ m

Ocurrencia: de único a frecuente. **Sección:** Bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: 8890(1): 101.9/17.2

Comparaciones: *R. aralioides* es prolado o subprolado, tricolporado con endoabertura de 2-3.5 μ m de ancho y 7 μ m de largo con una exina de 3-6 μ m de ancho. La ornamentación varía de microreticulada a foveolada con muros de 1-2 μ m de grosor, por último, el promedio de las dimensiones del eje polar es 43 μ m y del eje ecuatorial es de 30 μ m. El ejemplar observado en la Fm. Cuayuca es de menores dimensiones, tanto del eje polar como del ecuatorial, la exina no es tan gruesa como la de *R. aralioides* y el largo de la endoabertura es mayor en *R. aff. aralioides*.

Afinidad Botánica: Probablemente con Araliaceae, aunque existen otras familias con características similares como Tiliaceae.

Registros geocronológicos:

Estados Unidos – Diferentes especies de *Rhoipites* son citados para el Eoceno superior de Mississippi, Alabama (Frederiksen, 1980a).

Sudamérica – Se le encontró en el Oligoceno superior? de la Formación Chenque, Argentina (Barreda, 1997c).

Pacífico sur – citado para el Oligoceno superior – Mioceno temprano de Nueva Zelanda (Pocknall y Mildenhall, 1984).

Género *Rugulitriporites* Muller 1968

Especie tipo: *Rugulitriporites vestibulipori* Muller 1968

***Rugulitriporites* sp. 1**

(Lámina 6: fig. 18)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, oblado esferoidal. Tribrevicolporado. Abertura lalongada de 5 x 3µm. Exina subtectada, reticulada, de 1µm de grosor.

Dimensiones: E.P.= 23.7µm (21-29µm), E.E.= 20.2µm (17-26µm): basado en cuatro especímenes.

Ocurrencia: de raro a frecuente. **Secciones:** sección principal y “A” de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 98.4/5.7, 97.4/17.3, 93.2/6.3

Afinidad Botánica: *Bursera* (Burseraceae)

Registros geocronológicos:

México – Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (1999) citan *Bursera* en el Eoceno tardío – Oligoceno temprano de Tepexi de Rodríguez, Puebla; en el Oligoceno de la Fm. San Gregorio (Martínez-Hernández, en proceso).

Estados Unidos – Elsik (1974) reporta *Bursera* en el Eoceno de Texas y fue recuperada en el Eoceno medio de San Diego, California (Frederiksen *et al.*, 1983).

Isla del caribe – *Bursera* es citado por Graham y Jarzen (1969) en el Oligoceno de la Fm. San Sebastián, Puerto Rico.

***Rugulitriporites* sp.2**
(Lámina 6: figs. 10, 11)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolato. Tricolporado. Endoabertura lalongada de 2 - 4 μm por 3-5 μm con costae, bordes convergentes y extremos meridionales indistintos. Exina subtectada de 0.8 μm de grosor, estriada, estrías finas de 0.4 μm .

Dimensiones: E.P. = 22.1 μm (15 - 27 μm), E.E. = 17.5 μm (13 - 15 μm): basado en ocho especímenes.

Afinidad Botánica: relacionado con *Bursera* (Burseraceae).

Ocurrencia: de raro a frecuente. **Secciones:** sección principal y "A" de Cuayuca.

Muestras: Pb-9334(4): 104.2/8.4, 93.7/16.3, 102.4/17.7, 101/18.4; Pb-9340(1): 101.6/12.6; Pb-9340(2): 91.1/11.9; Pb-9340(4): 90/14.4

Registros geocronológicos:

Estados Unidos –*Rugulitriporites* es citado para el Eoceno de California (Frederiksen, 1989).

Género ***Sabicea*** Aublet.
Tipo ***Sabicea***
(Lámina 6: fig. 22)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Triporado. Poros alargados meridionalmente y arreglados en el ecuador. Exina subtectada, microrreticulada.

Dimensiones: E.E. = 27 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 102.3/20.9

Afinidad Botánica: Relacionado probablemente con el género *Sabicea* (Rubiaceae).

Registros geocronológicos:

Centroamérica - En el Mioceno inferior de la Fm. Culebra de Panamá (Graham, 1987).

Género: ***Sapindaceidites*** Sun & Zhang 1979 in Sun, Zhang & Hou
Sapindaceidites sp.

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrico. Tricolpado sincolpado. Exina tectada de 1 μm de grosor, foveolada.

Dimensiones: E.E. = 25 μ m

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca B.

Muestra: Pb-9343(3): 100.8/6.9

Afinidad Botánica: Sapindaceae.

Registros geocronológicos:

México – en la Fm. Pie de Vaca el Eoceno superior al Oligoceno temprano, Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

Género *Striatricolporites* Van der Hammen 1956 ex Leidelmeyer 1966
Especie tipo: *Striatricolporites primulis* Leidelmeyer 1966

Striatricolporites sp. 1
(Lámina 6: figs. 4, 9)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolado. Tricolporado. Endoaberturas con costae transversal convergente y márgenes meridionales indistinguibles. Exina subtectada, estriada de 0.8 μ m de grosor. Estrías finas, menores a 0.5 μ m y paralelas al eje polar.

Dimensiones: E.P.= 31.2 μ m, E.E.=24.8 μ m

Ocurrencia: raro a frecuente. **Secciones:** sección principal y “A” de Cuayuca, y secciones bloque levantado y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9334(4): 103.6/20

Afinidad Botánica: Probablemente relacionado con la familia Anacardiaceae.

Registros geocronológicos:

México – En la Fm. Pie de Vaca de edad Eoceno superior – Oligoceno inferior, Puebla (Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E., 1999).

Sudamérica – En el Mioceno medio de la “Serie el Yeso” en la Provincia de San Juan, Argentina (Barreda *et al.*, 1998).

África – *S. fragilis* se ha encontrado en el Oligoceno de Camerún (Salard-Cheboldaeff, 1979).

***Striatricolporites* sp.2**
(Lámina 6: fig. 8)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolado. Tricolporado. No se aprecian detalles de la endoabertura. Exina subtectada, estriada, de 1.2 μ m de grosor. Estrias menores a 0.5 μ m y paralelas al eje polar.

Dimensiones: E.P.= 30.8 μ m (28-33 μ m), E.E.= 18.4 μ m (16-21 μ m): basado en cinco especímenes.

Ocurrencia: raro a frecuente. **Secciones:** sección principal y "A" de Cuayuca y en la secciones bloque levantado y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9136(1): 92.4/18, 105/6.2

Afinidad Botánica: Es probable que los taxa registrados en la Fm. Cuayuca estén relacionados con la familia Anacardiaceae.

Comparaciones: En la Patagonia se encuentran ejemplares con dimensiones similares (Barreda, 1997c).

Registros geocronológicos:

México – En la Formación Pie de Vaca de edad Eoceno superior – Oligoceno inferior de Puebla (Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E., 1999).

Sudamérica – Se le encontró en la Fm. Chenque, Argentina del Oligoceno superior? (Barreda, 1997c)

***Striatricolporites* sp.3**
(Lámina 6: fig. 3)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolato. Tricolporado. Endoaberturas lalongadas con márgenes convergentes y bordes meridionales indistinguibles. Exina subtectada, estriada de 1 μ m de grosor.

Dimensiones: E.P. = 21 μ m, E.E. = 17 μ m

Ocurrencia: raro. **Sección:** "A" Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 97.6/21.9

Afinidad Botánica: relacionado probablemente con Rosaceae.

***Striatricolporites* sp.4**

(Lámina 6: fig. 12)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolato. Tricolporado. Endoaberturas lalongadas con márgenes convergentes y bordes meridionales indistinguibles. Exina subtectada, estriada de 1 μm de grosor.

Dimensiones: E.P. = 16 μm , E.E. = 13 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9340(1): 100/6.5

Afinidad Botánica: relacionado probablemente con Rosaceae.

Género ***Thomsonipollis*** (Krutzsch 1960) emend. Elsik, 1968

Especie tipo: *Thomsonipollis sabinetownensis* Elsik 1974

Thomsonipollis* aff. *sabinetownensis

(Lámina 6: fig. 26)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Triporado. Poros de 5 x 4 μm , anulus de 1 μm . Exina tectada, escabrada de 0.5 μm de grosor. Contorno polar semiangular.

Dimensiones: E.E. = 24.8 μm x 28 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 94.2/7.4

Afinidad: *Carya* (Juglandaceae).

Registros geocronológicos:

Estados Unidos - Registrado para el Eoceno de la Costa Golfo por Elsik (1974).

Familia **Thymelaeaceae** Juss.

Tipo **Thymelaeaceae**

(Lámina 6: fig. 24)

Descripción: Mónade, heteropolar, radiosimétrico. Porado. Exina subtectada, reticulada de 2 μm de grosor.

Dimensiones: D. mayor = 33 μm D. menor = 24 μm

Ocurrencia: raro. **Sección:** "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 97.8/7.3

Afinidad Botánica: Thymelaeaceae.

Género ***Tubulifloridites*** Cookson 1947 ex Potonié 1960
Especie tipo: *Tubulifloridites antipodicus* Cookson 1947

Tubulifloridites sp.
(Lámina 6: fig. 27)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolporada. Exina tectada, cavada. Espinas de 4 μm de largo por 3 de base, distancia entre las espinas de 4-5 μm . Las espinas presentan columelas en la base. Sexina de 3.5 μm y nexina de 0.5 μm .

Dimensiones: E.E. = 21.6 μm (20-23 μm): basado en tres especímenes.

Ocurrencia: único a común. **Secciones:** sección principal y "A" de Cuayuca, Tzompahuacan, Lagunillas, Lagunillas de Rayón, bloque levantado y bloque caído de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9136(1): 99.9/19.7, 88.2/4.2, 100.1/3.8

Afinidad: Compositae, Tubuliflorae (Cookson, 1947).

Registros geocronológicos:

México – Cross y Martínez-Hernández (1980) la reportan para el Eoceno de Baja California.

Estados Unidos - En el Mioceno superior de la Formación Valentine, Nebraska, se registró Compositae, algunas de ellas determinadas a nivel genérico como *Ambrosia* y *Artemisia* (MacGinitie, 1962).

Sudamérica – Varias especies de *Tubulifloridites* son registradas para el Mioceno de la Formación Chiquimil, Argentina (Mautino y Anzótegui, 2001). *T. antipodica* es registrada en la "Serie del Yeso" del Mioceno medio, Argentina (Barreda *et al.*, 1998).

Europa – Se ha registrado taxa similares en el Mioceno de Wackersdorf/Oberpfalz, Alemania, las cuales fueron determinadas como *Tricolporopollenites microechinatus* (Thiele-Pfeiffer, 1980: lámina 14, figs. 12 y 13).

Género *Ulmipollenites* Wolf 1934
Especie tipo: *Ulmipollenites undulosus* Wolf 1934

Ulmipollenites sp.
(Lámina 6: fig. 13)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Pentaporado. Exina tectada, suprarugulada de 1 μ m de grosor.

Dimensiones: E.E. = 24.2 μ m (17 - 33 μ m): basado en cinco especímenes.

Ocurrencia: de único a frecuente. **Secciones:** en la sección principal, "A y B" de Cuayuca, así como en el bloque caído y bloque levantado de Izúcar de Matamoros.

Muestra: Pb-9334(1): 101/6.4, 100.7/13.4, 106.6/15.4, 95.3/12.9, 104.1/13.7

Afinidad Botánica: Ulmaceae.

Registros geocronológicos:

México – En el Eoceno superior – Oligoceno inferior de la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), en el Oligoceno de la Fm. San Gregorio, Baja California Sur (Martínez-Hernández, en proceso). De igual manera, en el Oligo-Mioceno de Chiapas (Biaggi, 1978), así como durante el Neógeno (Palacios y Rzedowski, 1993) y en el Plioceno de Paraje Solo, Veracruz (Graham, 1975).

Estados Unidos - En el Mioceno superior de la Fm. Valentine, Nebraska (MacGinitie, 1962), en el Eoceno superior del Grupo Jackson, estratos adyacentes del Mississippi y del oeste de Alabama (Frederiksen, 1980a: lámina 8, figura 11).

Sudamérica - En la Formación Tunal del Paleoceno, Argentina (Quattrocchio y Volkheimer, 1988), durante el Paleógeno en el Grupo Salta y Colorado, Argentina (Quattrocchio y Volkheimer, 2000).

Europa – Citado para el Mioceno de Wackersdorf/Oberpfalz, Alemania (Thiele – Pfeiffer, 1980).

Subfamilia **Valerianaceae** Batsch.

Tipo **Valerianaceae**

(Lámina 6: figs. 19, 23)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado. Exina tectada columelada de 2 μ m de grosor, supramicroequinado. Espinas de 1.2 μ m de largo por 1 μ m de base, presenta también verrugas de 1 a 2 μ m de ancho.

Dimensiones: E.E. = 24µm

Ocurrencia: único. *Sección:* "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 94.2/7.8

Afinidad Botánica: Probablemente relacionado con la familia Valerianaceae.

Familia **Vitaceae** Juss.

Tipo **Vitaceae**

(Lámina 6: fig. 14)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolato. Tricolporado. Exina tectada, foveolada de 2.5µm de grosor. Sex:Nex 3:1

Dimensiones: E.P. = 33µm (26 - 40µm), E.E. = 27µm (24 - 30µm): dos ejemplares medidos.

Ocurrencia: raro. *Sección:* "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9340(1): 98.9/9, 95.6/11

Afinidad Botánica: Vitaceae

Género **Zonocostites** Germeraad, Hopping & Muller 1968

Especie tipo: *Zonocostites ramonae* Germeraad, Hopping & Muller 1968

cf. **Zonocostites**

(Lámina 6: fig. 1)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolado. Tricolporado. Endoabertura con bordes paralelos y bordes meridionales imperceptibles. Exina tectada, microreticulada de 0.8µm de grosor.

Dimensiones: E.P. = 21.6µm, E.E. = 14.4µm

Ocurrencia: único. *Sección:* "A" de Cuayuca.

Muestra: Pb-9334(4): 98.7/11.7

Afinidad Botánica: *Rhizophora* (Rizophoraceae).

Registros geocronológicos:

México – Varias especies del género *Rhizophora* fueron recuperadas del Oligo-Mioceno de Chiapas (Langenheim *et al.*, 1967). En la Fm. la Quinta del Oligo-Mioceno, Chiapas (Biaggi, 1978) y en Paraje Solo, Veracruz (Graham, 1975).

Morfogéneros - Monocotiledóneas

Insertae sedis

Monosulcites sp.1

Descripción: Mónade, heteropolar, bilateral. Monosulcado. Exina tectada, escabrada de 0.8 μ m de grosor.

Dimensiones: E.E. = 33.5 μ m (33-34 μ m), E.e. = 21.5 μ m (20-23 μ m): dos ejemplares medidos.

Ocurrencia: raro. **Sección:** cantera principal de Cuayuca.

Muestra: Pb-9136(2): 97.9/8

Género *Retiperiporites* Puri 1963

Especie tipo: *Retiperiporites multiporoides* Puri

Retiperiporites sp.

(Lámina 6: fig. 15)

Descripción: Mónade, heteropolar, bilateral. Periporado. Poros de 2 – 3 μ m de diámetro. Exina subtectada, reticulada de 1 μ m de grosor, muros delgados < 0.5 μ m de grosor.

Dimensiones: E.E.= 23 μ m (22-25 μ m), E.e.= 17.3 μ m (14-21 μ m): cinco ejemplares medidos.

Ocurrencia: común. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 103/6.9

Echimonocolpites Mathur 1966

Especie tipo: *Echimonocolpites scabratus* Mathur 1966

Echimonocolpites sp.

Descripción: Mónade, heteropolar, bilateral. Monosulcado. Exina intectada, equinada. Espinas repartidas heterogéneamente sobre la superficie del grano.

Dimensiones: E.E.= 31 μ m, E.e.= 19 μ m

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb- 9340(1): 97.3/9.3

Morfogéneros - Dicotiledóneas*Insertae sedis****Tricolpites* Cookson ex Couper 1953**Especie tipo: *Tricolpites reticulatus* Cookson 1947 ex Couper 1953***Tricolpites* sp. 1**

(Lámina 6: fig. 21)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado. Colpos con ligero margo de 0.8µm. Membrana sulcal presente ligeramente microverrugada. Exina tectada de 0.5 µm de grosor, foveolado.

Dimensiones: E.E. = 30µm

Ocurrencia: único. *Sección:* Cuayuca A.

Muestra: Pb-9337(1): 98.6/6.3

***Tricolpites* sp. 2**

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado. Membrana del colpo microverrugada. Exina tectada, supraverrugada de 0.8µm de grosor.

Dimensiones: E.E. = 21µm

Ocurrencia: único. *Sección:* Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 98/11.9

***Tricolpites* sp. 3**

(Lámina 6: fig. 16)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolato. Tricolpado. Exina tectada, psilada de 0.8µm.

Dimensiones: E.P. = 23µm, E.E. = 14µm

Ocurrencia: único *Sección:* Cuayuca "A".

Muestra: 9340(1): 101.4/6.8

Retitricolpites (van der Hammen) Pierce 1961

Especie tipo: *Retitricolpites ornatus* (van der Hammen) Pierce 1961

Retitricolpites sp.1

(Lámina 6: fig. 20)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolato. Tricolpado. Exina subtectada, microrreticulada a foveolada de 1 μm de grosor.

Dimensiones: E.P. = 27 μm , E.E. = 18 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 102.3/8.3

Retitricolpites sp.2

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolato. Tricolpado. Exina subtectada, reticulada, heterobrocada de 2 μm de grosor. Lúminas de 2.5 μm o menores y disminuyen hacia las aberturas.

Dimensiones: E.P. = 28 μm , E.E. = 22 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 99.6/7.8

Retitricolpites sp. 3

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolato. Tricolpado. Exina subtectada, reticulada, heterobrocada, lúminas de 1.2 μm de grosor.

Dimensiones: E.P. = 27 μm , E.E. = 21 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9340(1): 100.5/7.7

Retitricolpites sp. 4

(Lámina 6: fig. 25)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado. Aberturas con borde bien delimitado liso. Exina subtectada, microrreticulada de 0.8 μm de grosor.

Dimensiones: E.E. = 23 μm

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 101.7/21

***Retitricolpites* sp. 5**

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado. Exina subtectada, reticulada, heterobrocada. Luminas de 1 μm o ligeramente mayores.

Dimensiones: E.E. = 41 μm

Ocurrencia: único. *Sección:* Cuayuca A.

Muestra: Pb-9340(1): 93.5/11

***Retitricolpites* sp. 6**

(Lámina 6: fig. 2)

Descripción: Mónada, heteropolar, radiosimétrico. Tricolpado. Exina subtectada de 3 μm de grosor, heterobrocada, lúminas grandes de 1 μm o mayores y no disminuyen hacia las aberturas. Sex:Nex 2:1

Dimensiones: E.E. = 44 μm

Ocurrencia: único. *Sección:* Cuayuca A.

Muestra: Pb-9340(1): 100.5/18.7

***Verrutricolpites* Pierce 1961**

Especie tipo: *Verrutricolpites sphaeroides* Pierce 1961

***Verrutricolpites* sp.**

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico. Tricolpado. En las aberturas presenta vestigios de membrana colpal microverrugada. Exina tectada de 0.8 μm de grosor, ligeramente suprarugulado.

Dimensiones: E.E. = 21 μm

Ocurrencia: único. *Sección:* Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 98/11.9

***Retitricolporites* Puri 1963**

Especie tipo: no designada

***Retitricolporites* sp.1**

(Lámina 6: fig. 20)

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, oblato esferoidal. Tricolporado. Endoabertura lalongada con costae transversal paraleo y bordes meridionales indistinguibles de $9\mu\text{m}$ x $3\mu\text{m}$. Exina subtectada, reticulada, homobrocada de $1.2\mu\text{m}$ de grosor. Luminas menores a $1\mu\text{m}$, muros de $0.5\mu\text{m}$ o menores.

Dimensiones: E.P. = $25\mu\text{m}$, E.E. = $26\mu\text{m}$

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 98.2/5.7

***Retitricolporites* sp. 2**

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, prolato esferoidal. Tricolporado. Endoabertura lalongada de $10\mu\text{m}$ X $5\mu\text{m}$. Exina subtectada de $1.2\mu\text{m}$ de grosor, microrreticulada.

Dimensiones: E.P. = $22\mu\text{m}$, E.E. = $20\mu\text{m}$

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9340(1): 96/7.7

***Retitricolporites* sp. 3**

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, suboblato. Tricolporado. Endoabertura lalongada con bordes paralelos y terminaciones agudas. Exina subtectada de $1\mu\text{m}$ de grosor, microrreticulada.

Dimensiones: E.P. = $15\mu\text{m}$, E.E. = $19\mu\text{m}$

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9340(1): 98/17.5

Equitricolporites Van der Hammen ex Germeraad, Hopping & Muller 1968

Especie tipo: *Echitricolporites spinosus* (Van der Hammen) Germeraad, Hopping & Muller 1968

Equitricolporites sp.

Descripción: Mónade, isopolar, radiosimétrico, subprolato. Tricolporado. Exina tectada, supramicroequinada de 1µm de grosor. Espinas distribuidas homogéneamente sobre la superficie del grano.

Dimensiones: E.P. = 15µm, E.E.= 13µm

Ocurrencia: único. **Sección:** Cuayuca A.

Muestra: Pb-9334(4): 107.1/9.2

LÁMINA 1. Todas las figuras ampliadas X 1000. **1-3. Cicatricosisporites dorogensis** Potonié and Gelletich: **1.** Pb-8869 (8): 86.8/14.6, **2.** Pb-8870(6): 106.5/16, **3.** Espora con esporoderma degradado, Pb-8869: 92.1/11.5, **4. Deltoidospora** sp. Pb-9334(4): 96.2/7 , **5-7. Foveotriletes** sp. Pb-9334(4): 92.5/13.2, **5.** corte óptico, **6.** polo distal, **7.** polo proximal, **8-9. Lusatisporis dettmannae** (Drugg) Srivastava . Pb-9334(4): 104.4/13.3, **10. Leptolepidites** sp. Pb8869(8A): 115.7/6.6.

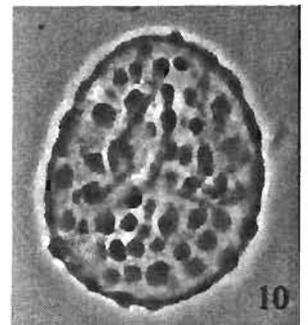
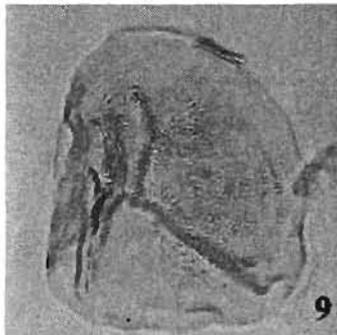
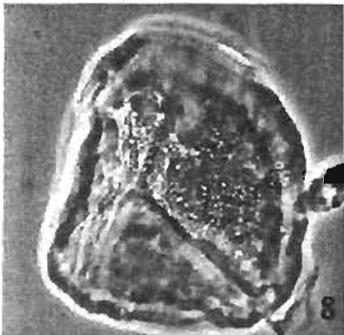
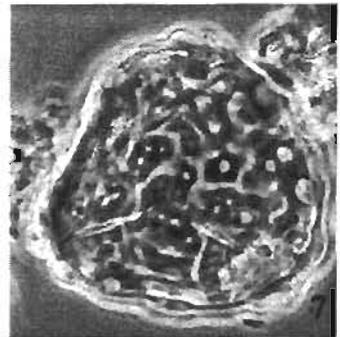
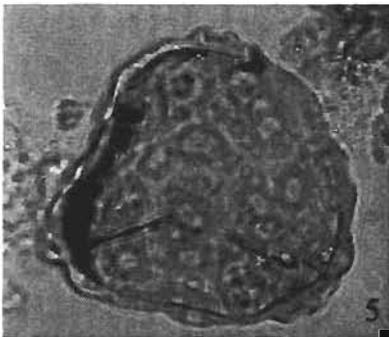
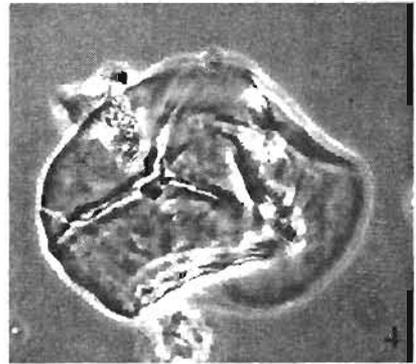
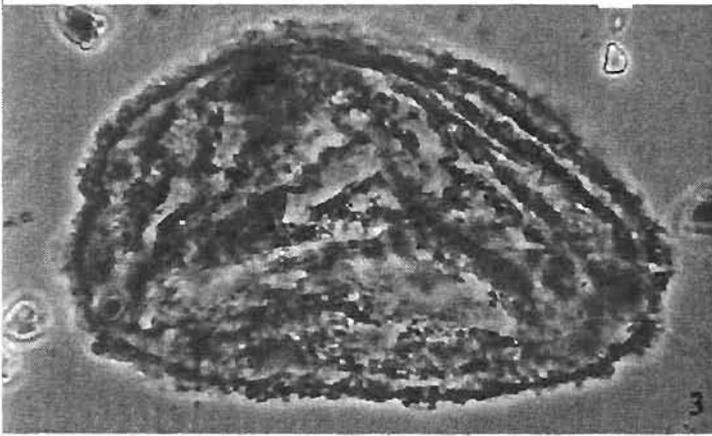
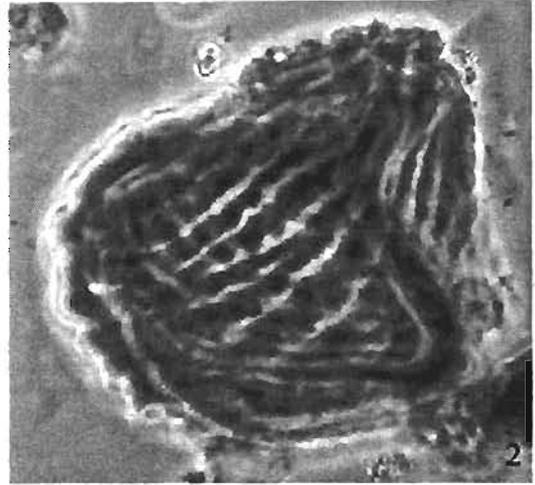


LÁMINA 2. Todas las figuras ampliadas X 1000. **1-3. *Stereigranisporis aff. granula*** (Krutzsch and Sontag) Kedves, **1-2.** Pb-8869(8A): 100.2/13.8, **1.** vista distal, **2.** polo proximal, **3.** Pb-8869(8A): 87.1/18.7, vista proximal, **4. *Verrucingulatisporites sp.*** Pb-8869(8): 4.2/94.5, **5. *Polypodiisporites cf. favus*** (Potonié) Potonié. Pb-9334(4): 99/10.4, **6. *Polypodiisporites sp.*** **1** Pb-9334(4): 100.5/6.3, **7. *Ephedripites sp.*** **1** Pb-9340(4): 92.4/15.7, **8. *Retitriletes sp.*** Pb-9334(4): 108.2/11.9, **9. *Pityosporites sp.*** Pb-9334(4): 103.6/18.3, **10. *Pinuspollenites sp.*** Pb-9334(4): 91.4/18.8, **11-12. *Ephedripites aff. viesenensis*** Krutzsch. Pb-9340(4): 90.3/16.9, **13. *Ephedripites aff. krempii*** Kedves . Pb-9340(4): 95.2/18.3, **14-15. *Ephedripites (Distachyapites) claricristatus*** (Shakhmundes) Krutzsch. **14.** Pb-9340(4): 96.6/20.5, **15.** Pb-9340(4): 97.2/15.3, **16. *Cupressacites sp.*** Pb-9147(1): 92.8/6.6.

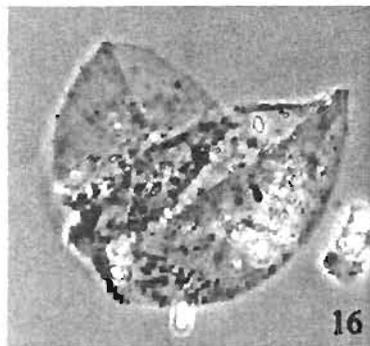
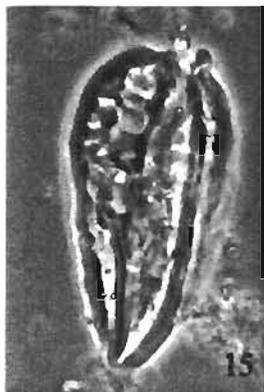
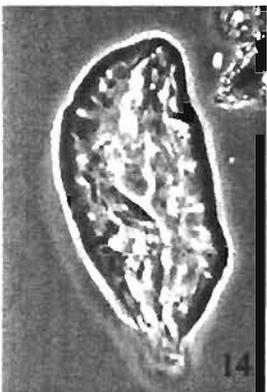
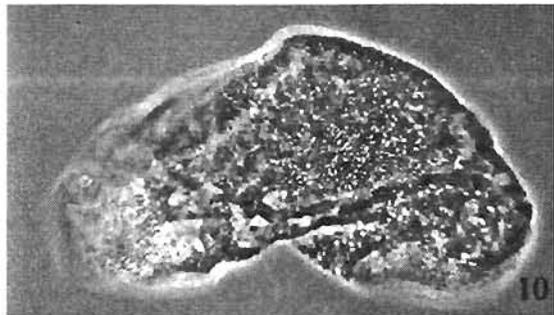
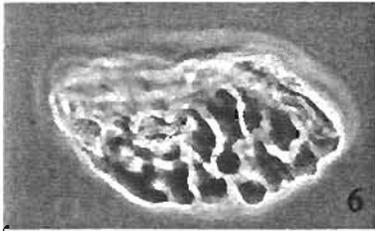
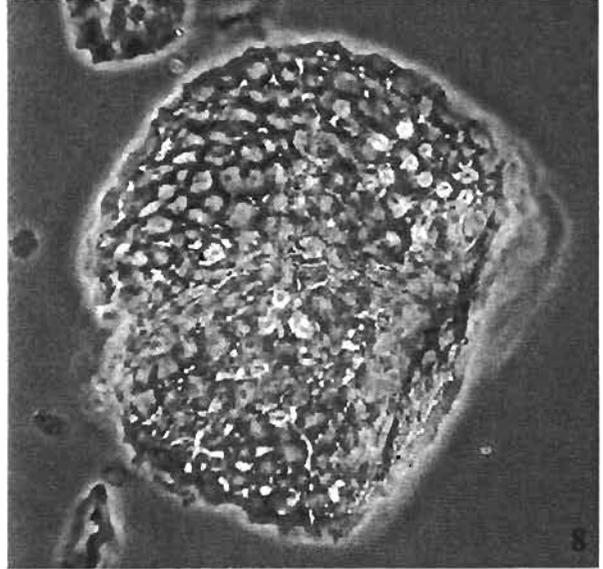
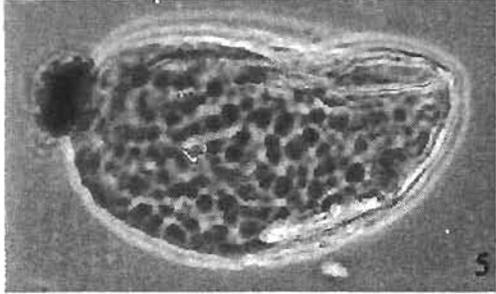
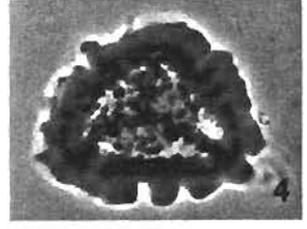
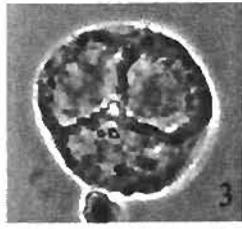
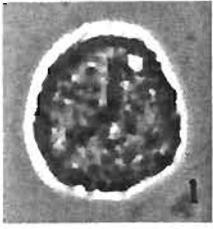


LÁMINA 3. Todas las figuras ampliadas X 1000. 1-2. *Aglaoreidia pristina* Fowler 1971. Pb-9334(4): 96.6/4, 3. *Arecipites* sp. Pb-9137(1): 101.5/9.2, 4. *Monocolpopollenites* aff. *texensis* Nichols, Ames & Traverse 1973. Pb-8872(1A): 89.9/4.3, 5. *Liliacidites* sp. 1. Pb-9136(1): 100.7/19.5, 6. *Liliacidites* sp.2 Pb-9334(4): 91.8/13.5, 7. *Liliacidites* sp.6 Pb-8896(5A): 105.4/17.1, 8. *Chenopodipollis* sp. Pb-9334(4): 105.3/12.1, 9. *Bombacacidites* sp. Pb-9334(4): 99.6/5.6, 10. *Graminidites* sp. Pb-9334(4): 115.2/8.7, 11. *Liliacidites* sp.4 Pb-9340(1): 100.5/11.3, 12. *Liliacidites* sp.5 Pb-8871(A): 101.8/4.7, 13 y 18 Tipo *Armeria* sp., 13. Pb-9340(1): 101.3/12.2, 18. Pb-9340(1): 101.3/12.2, 14. *Liliacidites* sp.3 Pb-9136 (2): 93.7/14.5; 94.1/13.3, 15. *Alnus vera* (Potonié) Martin y Rouse 1966 Pb-9136(2): 90.3/15, 16. *Caryapollenites* sp. Pb-8896(7A): 95/7.5, 17. *Casuarinidites* sp. Pb-9136(2): 101.4/16.7, 19. Tipo *Caryophyllaceae* Pb-9334(1): 102.8/11.2, 20. *Corsinipollenites* sp.2 Pb-9334(4): 95.8/7, 21. *Corsinipollenites* sp. 1 Pb-9334(1): 106.7/14.3.

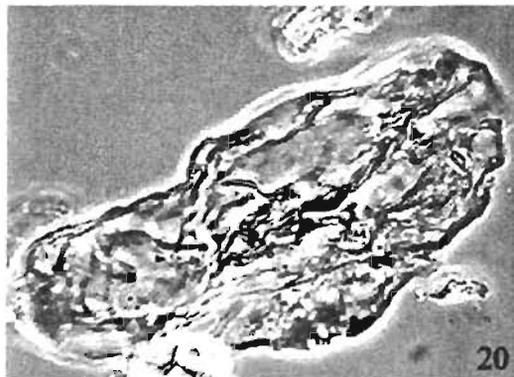
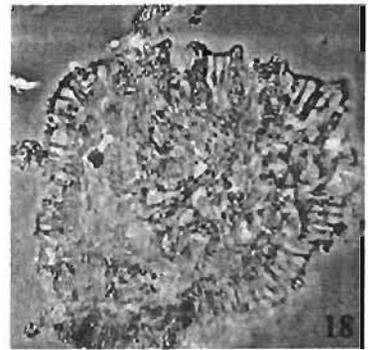
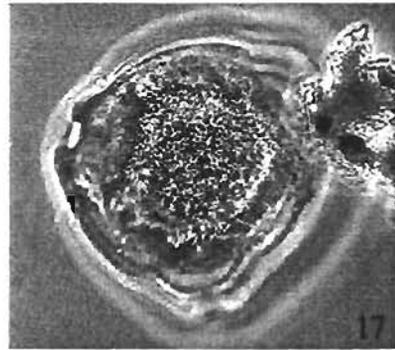
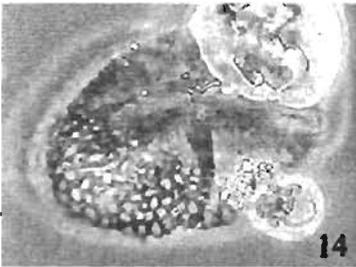
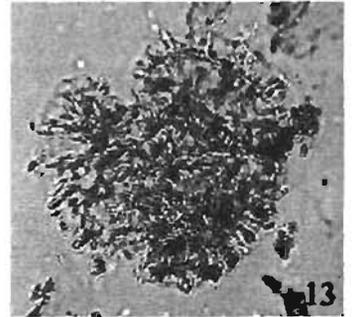
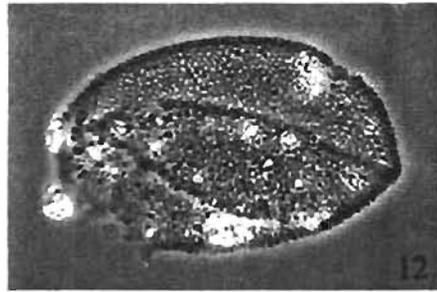
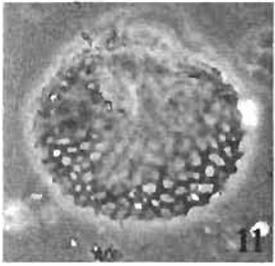
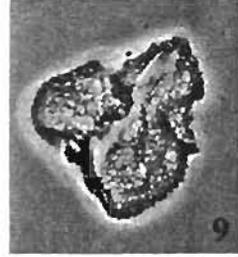
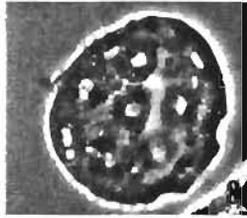
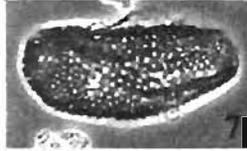
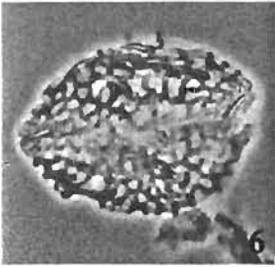
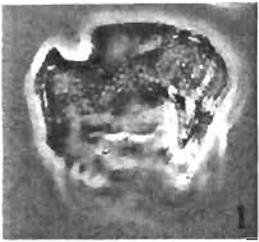


LÁMINA 4. Todas las figuras ampliadas X 1000. **1. Tipo *Landolphia*** Pb-9334(1): 110.3/18.2, **2. *Corsinipollenites* sp.3** Pb-9334(4): 96.9/9, **3. *Cupuliferoidaepollenites* sp.** Pb-9340(1): 95.9/11.3, **4. *Favitricolporites* sp.** Pb-9138(1): 92.8/7.5, **5. Tipo *Ficus*** Pb-9334(4): 94.6/7.7, **6. Tipo *Gesneriaceae*** Pb-9334(1): 114.2/13.3, **7. *Leguminosaepites* sp.4** Pb-9334(4): 103.7/13.7, **8. *Eucommia* sp.** Pb-9334(1): 107/14.7, **9. Tipo *Glycydendron*** Pb-9137(1): 99.6/7.3, **10. *Lymingtonia* sp.** Pb-9334(4), **11 y 16, *Leguminosaepites* sp.5** Pb-8890(1): 103.3/19.1, **12 y 13. *Leguminosaepites* sp.1** Pb-9334(4): 97.7/13.2, **14 y 15. *Leguminosaepites* sp.2** Pb-8890(1): 88.2/13, **17. *Intratripoporopollenites* sp.** Pb-0340(1): 87.7/17.3, **18. *Juglanspollenites* sp.** Pb-9334(1): 115.3/15.7, **19 y 20. *Leguminosaepites* sp.3** Pb-8890(1): 91.2/10.3, **21. *Crotonipollis* sp.** Pb-9147(2): 95.3/9.1, **22 y 23. Tipo *Linum*** Pb-9334(1): 94.5/8.

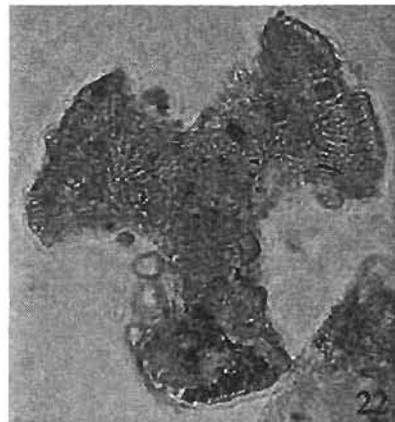
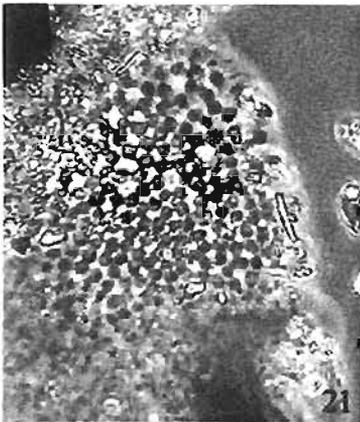
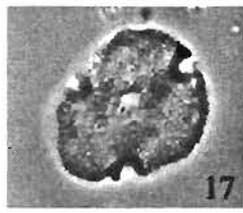
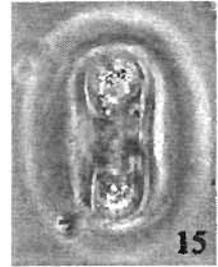
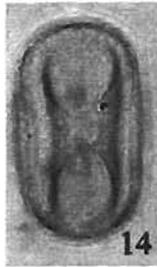
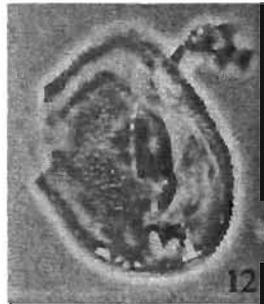
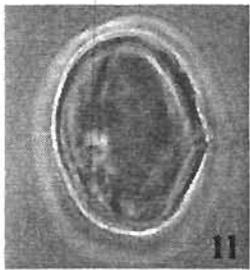
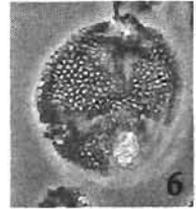
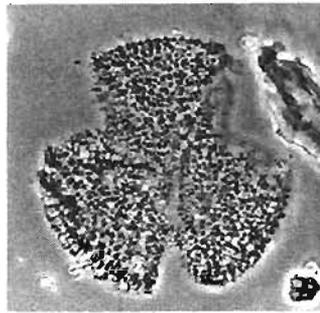
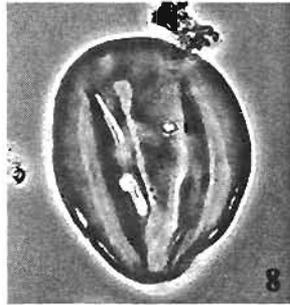
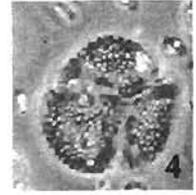
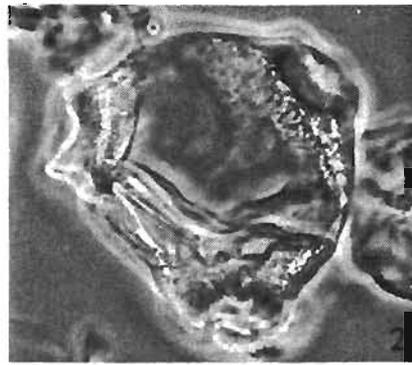
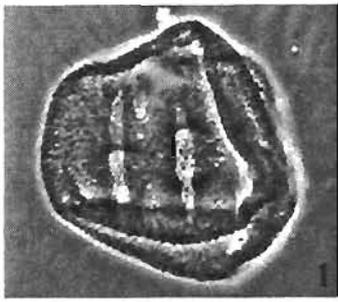


LÁMINA 5. Todas las figuras ampliadas X 1000. 1. *Magnaperiporites* sp. Pb-9334(4):100/9.3, 2 y 7. *Malpighiaceoidites* sp. Pb-9334(4): 112.7/18.3, 3. *Momipites coryloides* Wodehouse 1933 Pb-9334(5): 115.2/5.2, 4. *Momipites microcoryphaeus* (Potonié) Nichols 1973 Pb-9340(1): 97/19, 5. *Margocolporites vanwijhei* Germeraad, Hopping & Müller 1968 Pb-9334(1'): 100.3/7, 6. *Malvacipollis spinulosa* Frederiksen 1983 Pb-9334(4): 94/7, 8. *Momipites tenuipolus* Anderson 1960 Pb-9334(4): 101.6/12.5, 9. *Psilatricolporites operculatus* Pb-9334(4): 101.8/7.2, 10. *Rhamnaceaepollenites* sp. Pb-9334(4): 7/93.3, 11. Tipo *Onagraceae* Pb-9334(5): 104.6/14, 12. *Myrtaceidites* sp. Pb-9334(4): 117.1/8.7, 13. *Mutisiapollis* sp. Pb-8872(3): 94.4/10.4, 14. *Polyadopollenites* cf. *pflugii* Cavagneto & Guinet 1994 Pb-9334(4): 100/8.6, 15. *Quercoidites* sp. Pb-8872(1A): 101.6/5.2, 16. *Psilatricolporites* sp.1 Pb-9334(4): 94.6/21.6, 17. *Polyadopollenites* sp.2 Pb-8870(1): 101.7/6.2, 18. *Polyadopollenites* sp. 1 Pb-9334(4): 98.5/9, 19. *Perisyncolporites* sp. Pb-9334(4): 114/4.8, 20. *Margocolporites* sp. Pb-9340(1): 95.7/12.8.

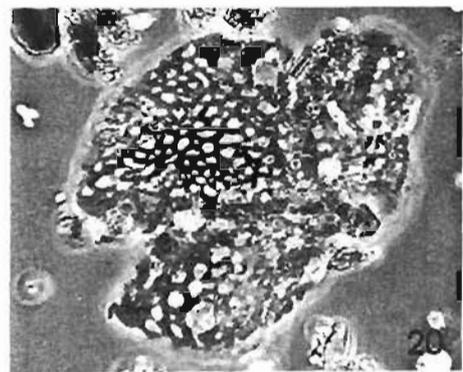
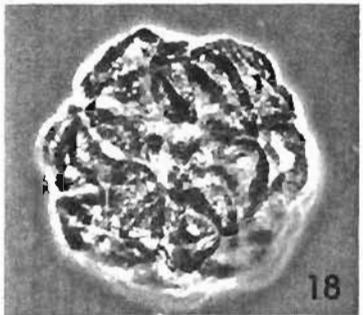
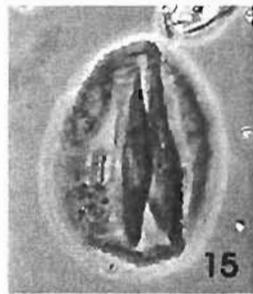
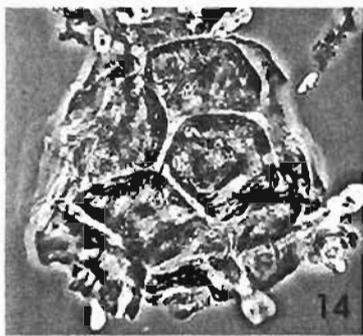
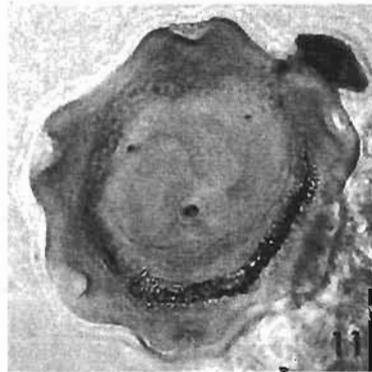
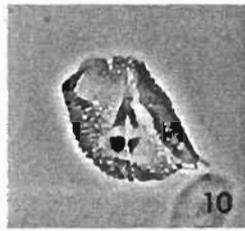
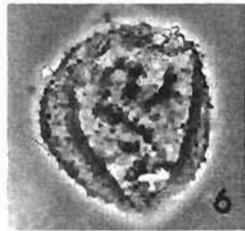
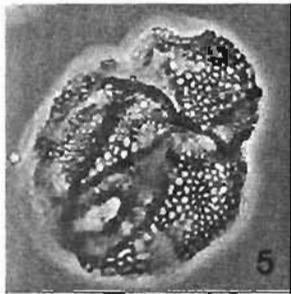
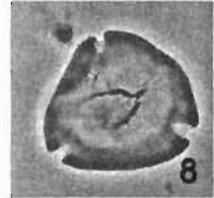
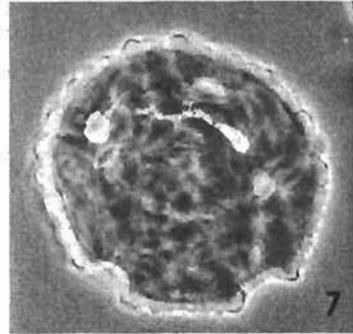
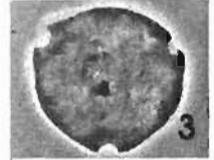
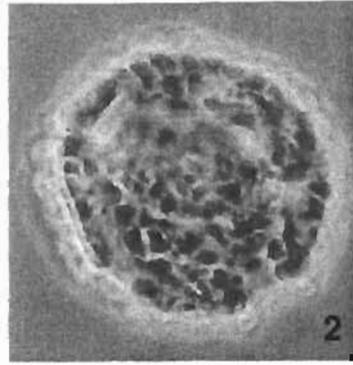
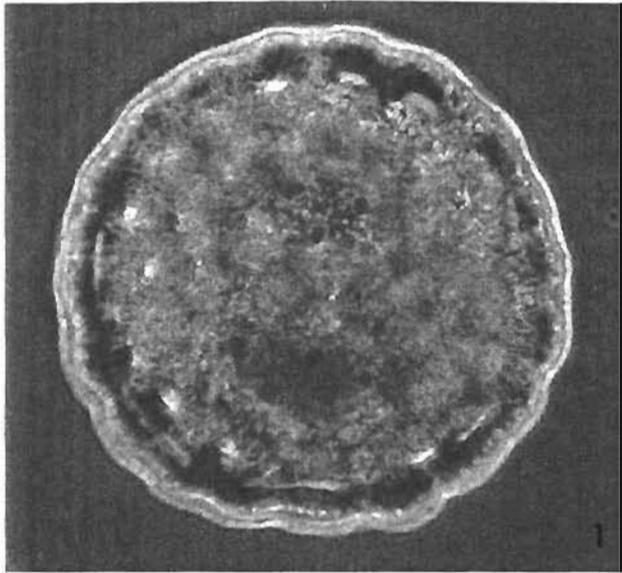
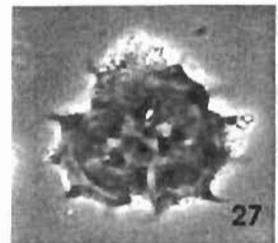
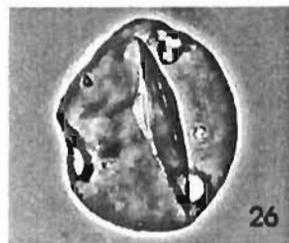
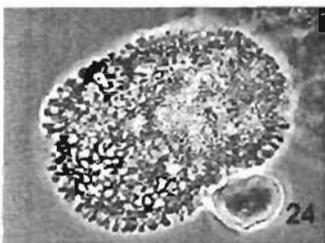
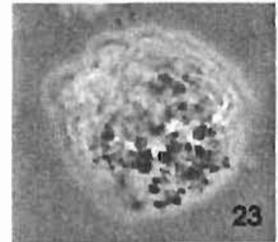
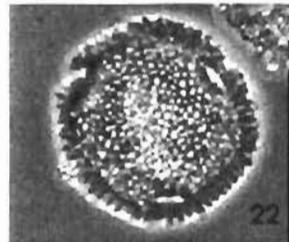
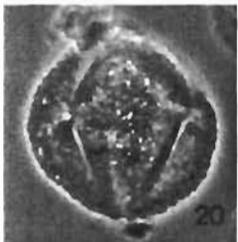
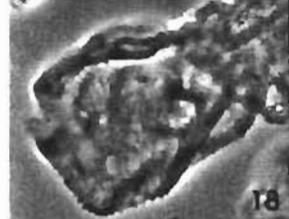
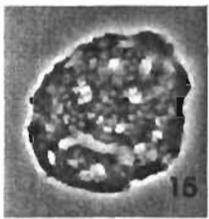
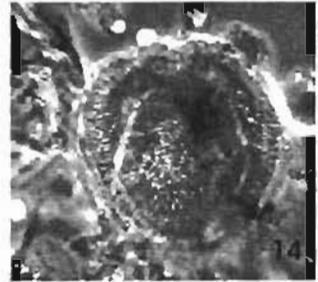
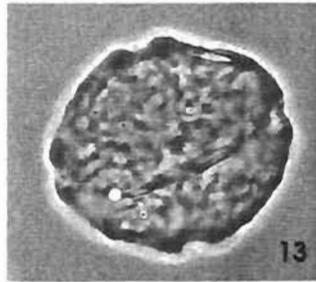
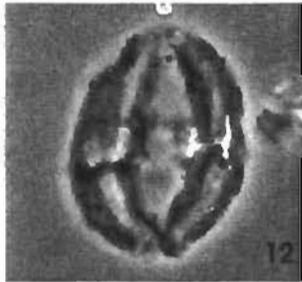
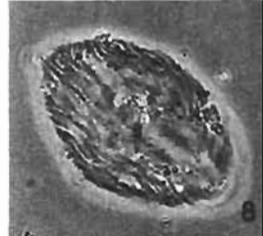
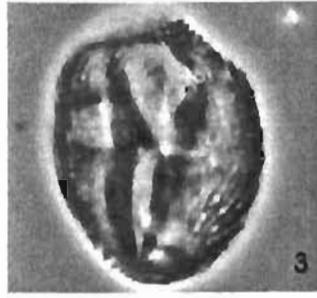


LÁMINA 6. Todas las figuras ampliadas X 1000. 1. cf. *Zonocostites* Pb-9334(4): 98.7/11.7, 2. *Retitricolpites* sp.6 Pb-9340(1): 100.5/18.7, 3. *Striatricolporites* sp.3 Pb-9334(4): 97.6/21.9, 4 y 9. *Striatricolporites* sp. 1, 4. Pb-9334(4): 103.6/20, 9. Pb-9334(4): 111.7/4.7, 5. *Polygalacidites* sp. Pb-9340(1): 101.4/12.6, 6 y 7. *Rhoipites* aff. *R. aralioides* Pocknall & Mildenhall 1984 Pb-8890(1): 101.9/17.2, 8. *Striatricolporites* sp.2 Pb-9136(1): 92.5/19, 10 y 11. *Rugulitriporites* sp.2: 10. Pb-9334(4): 107/12, 11. Pb-9334(4): 96.7/13.5, 12. *Striatricolporites* sp.4 Pb-9340(1): 100/6.5, 13. *Ulmipollenites* sp. Pb-9334(5): 109/3.9, 14. Tipo *Vitaceae* Pb-9340(1): 98.9/9, 15. *Retiperiporites* sp. Pb-9334(4): 103/6.9, 16. *Tricolpites* sp.3 Pb-9349(1): 110.9/18.6, 17. *Retitricolporites* sp. Pb-9340(1): 94.7/10.6, 18. *Rugulitriporites* sp.1 Pb-9334(4): 102.8/12.3, 19 y 23. Tipo *Valerianaceae* Pb-9334(4): 103.6/17.8, 20. *Retitricolporites* sp.1 Pb-9334(4): 107.6/19.8, 21. *Tricolpites* sp.1 Pb-9340(1): 98.6/6.3, 22. Tipo *Sabicea* Pb-9334(4): 111.5/4.6, 24. Tipo *Thymelaeaceae* Pb-9334(4): 97.8/7.3, 25. *Retitricolpites* sp.4 Pb-9340(1): 100.5/7.7, 26. *Thomsonipollis* aff. *sabinetownensis* Elsik 1974 Pb-9334(4): 94.2/7.4, 27. *Tubulifloridites* sp. Pb-8870(1A): 101.2/6.2.



8.2 Conjuntos Paleopalinológicos

En 15 secciones de la Fm. Cuayuca fueron colectadas un total de 54 muestras, de las cuales el 40.7% (n= 22) tuvieron palinomorfos, pertenecientes a las siguientes secciones: cantera principal, secciones “A” y “B” de Cuayuca, así como Lagunillas de Rayón, Tzompahuacan, Lagunilla, bloque caído, bloque levantado y segunda sección de Izúcar de Matamoros.

El número de palinomorfos contados varió de una muestra a otra. Así pues, en 3 muestras con gran abundancia de material, se contaron entre 548 y 858 palinomorfos, en cuatro muestras se registraron entre 155 y 432 polen-esporas y en el resto de las muestras la cantidad fue menor a 100, sin embargo estas muestras no fueron menos importantes ya que llegaron a presentar taxa de interés bioestratigráfico.

Con la finalidad de estandarizar los resultados para hacer comparaciones generales entre las secciones, se calcularon los porcentajes solo en aquellas muestras con más de 100 palinomorfos y se graficaron a la par de los conjuntos con los conteos totales.

Si bien con los análisis cualitativos y cuantitativos aquí presentados se contribuye al conocimiento sobre la diversidad florística terciaria en México, también se destacan los taxa de interés bioestratigráfico que permitirán llevar a cabo correlaciones entre las distintas secciones y evaluar en un futuro las primeras y últimas apariciones de polen y esporas de interés cronoestratigráfico.

A continuación se describe la diversidad paleoflorística de cada sección prospectada de la Fm. Cuayuca. Por medio de gráficas con los conjuntos palinológicos, se establecen las curvas de fluctuaciones en diversidad y abundancia del polen y las esporas, destacando los taxa de interés cronoestratigráfico.

Sección Cantera principal de Cuayuca. (figs. 10 a y b)

En esta sección se colectaron 4 muestras; en tres se recuperaron palinomorfos (muestras positivas) con número de catálogo Pb-9138, Pb-9137 y Pb-9136. El estudio palinológico reveló 42 taxa, 35 de ellos determinados y 7 indeterminados.

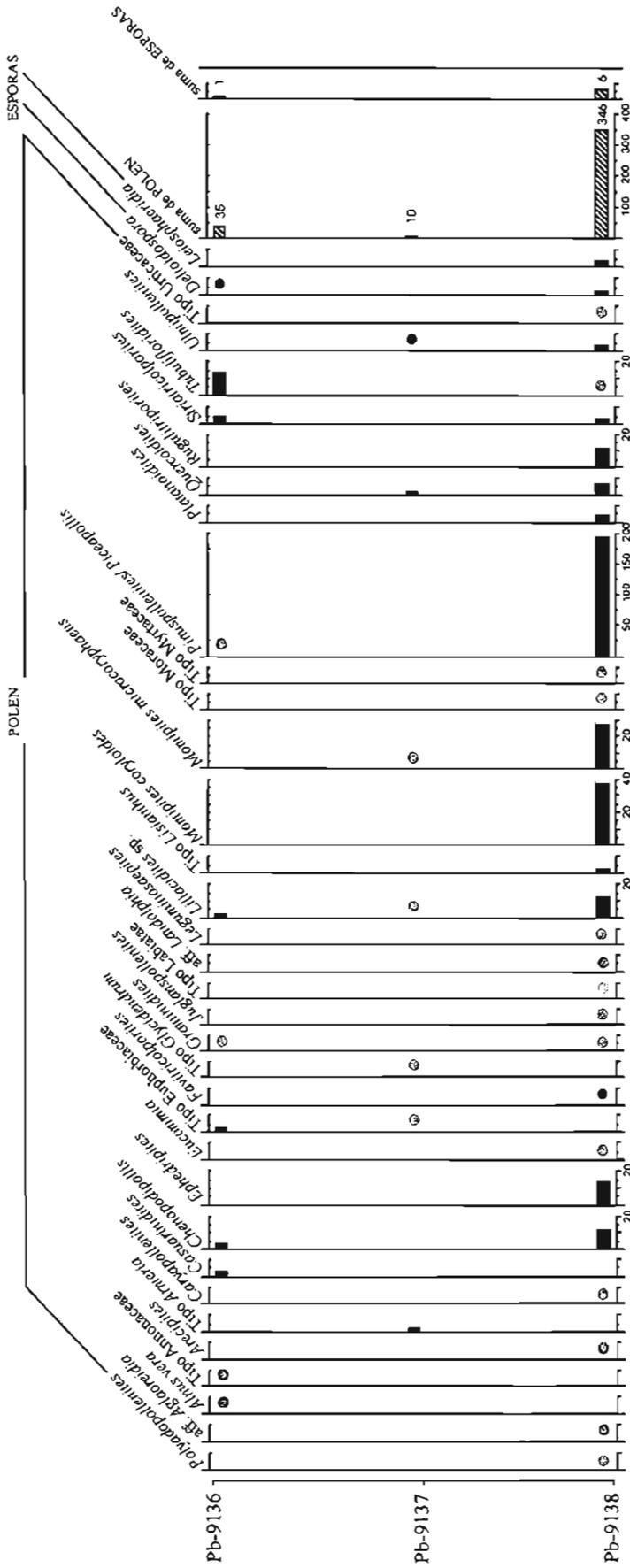


Figura 10a. Conjunto paleopalinológico de la sección cantera principal de Cuayuca mostrando el conteo de polen y esporas

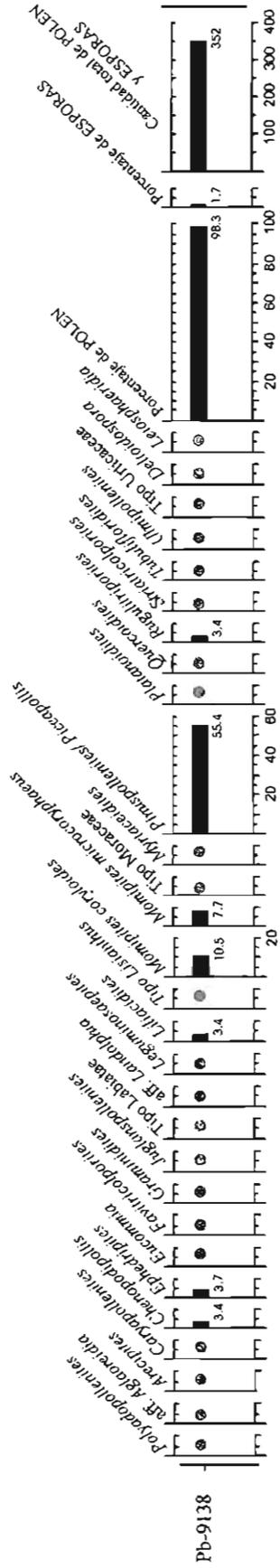


Figura 10b. Conjunto paleopalinológico de la sección cantera principal de Cuayuca mostrando el porcentaje de polen y esporas

La muestra con mayor abundancia de palinomorfos fue la que se tomó hacia la base de esta sección, con número de catálogo Pb-9138 ($n = 352$). Como se aprecia en la figura 9a, dicha muestra presentó dominancia de *Pinuspollenites* (55.4%), *Momipites coryloides* (10.5%) y *M. microcoryphaeus* (7.7%). Otros elementos con presencia mayor al 3% son *Chenopodipollis*, *Ephedripites*, *Liliaciadites* y *Rugulitriporites*. Los taxa de interés cronoestratigráfico son *Aglaoreidia*, *Eucommia*, *Favitricolporites* y *Momipites coryloides*.

La muestra Pb-9137 presentó escaso material, sin embargo, la presencia de *Armeria* es de interés cronoestratigráfico. Finalmente, la muestra Pb-9136 presentó también escaso material, con abundancia de *Tubulifloridites*. Por otro lado, aunque se presentó *Pinuspollenites*, este no llegó a presentarse en abundancia como en la muestra Pb-9138.

Sección Cantera "A" de Cuayuca (figs. 11a y b)

Se colectaron 9 muestras de las cuales cuatro contenían palinomorfos cuyos registros son: Pb-9334, Pb-9337, Pb-9339 y Pb-9340. En esta sección se observaron 82 taxa diferentes, 66 determinados y 16 indeterminados.

Las muestras con mayor abundancia de palinomorfos fueron Pb-9334 y Pb-9340. En la muestra Pb-9334 se contaron 826 palinomorfos en total. Destacan por su abundancia *Pinuspollenites* (53.3%), *Graminidites* (13.2%), *Chenopodipollis* (11.1%) y *Rugulitriporites* (5%). Entre los elementos de interés cronoestratigráfico se encuentran *Aglaoreidia pristina*, *Bombacacidites*, *Corsinipollenites*, *Eucommia*, *Favitricolporites*, *Lymingtonia*, *Magnaperiporites*, *Malvacipollis spinulosa*, *Momipites coryloides*, *Momipites tenuipolus*, *Psilatricolporites operculatus* y *Thomsonipollis* aff. *sabinetownensis*.

Por otro lado, en la muestra Pb-9340 se registraron un total de 548 polen-esporas, con abundancia de *Pinuspollenites* (43.6%), *Ephedripites* (13%), *Chenopodipollis* (11.9%), *Deltoidospora* (11.1%) y *Rugulitriporites* (2%), mientras que los elementos de interés cronoestratigráfico presentes en esta muestra fueron tipo *Armeria*, *Bombacacidites*, *Corsinipollenites*, *Ephedripites claricristatus*, *Eucommia*, *Intratirporopollenites*, *Lymingtonia*, *Malvacipollis spinulosa*, *Margocolporites vanwijhei*, *Momipites coryloides*, *Psilatricolporites operculatus* y *Polyadopollenites* aff. *pflugii*.

Sección Cantera “B” de Cuayuca (fig. 12)

En esta sección se colectaron dos muestras, resultando positiva solo una de ellas con el número Pb-9343. El conjunto palinológico total reveló 18 taxa, 15 de ellos determinados y 3 indeterminados. En esta muestra se contaron un total de 49 palinomorfos, el polen mejor representado fue el de *Pinuspollenites* sp., *Liliacidites* y *Momipites microcoryphaeus*, por otro lado también se registraron esporas en menor cantidad.

Sección Lagunillas de Rayón (fig. 13a)

Se colectaron cinco muestras de roca, de las cuales una fue positiva (Pb-9515). Esta muestra presentó escaso material espora-polinico; 38 palinomorfos de los cuales 32 están determinados y 6 indeterminados, encontrándose entre los más frecuentes *Corsinipollenites*, *Deltoidospora* y *Leguminosaepites*. Dos taxa fueron de interés cronoestratigráfico *Corsinipollenites* y *Thomsonipollis* aff. *sabinetownensis*.

Sección Tzompahuacan (fig. 13b)

En esta sección se colectaron un total de 6 muestras, resultando una positiva (Pb-9141) con escaso material, registrándose un total de 10 palinomorfos todos ellos determinados. No se observó predominancia de ningún taxa ya que se encontró un solo ejemplar de cada uno de ellos: *Casuarinidites*, *Leiosphaeridia*, *Leptolepidites*, *Liliacidites*, *Momipites coryloides*, Pteridophyta, *Retitriletes*, *Salix*, *Stereigranisporis granula* y *Tubulifloridites*. El único taxón de interés cronoestratigráfico es *M. coryloides*.

Sección Lagunilla (fig. 14)

En esta sección se procesaron 5 muestras, resultando positiva solo una de ellas (Pb-9147), en donde se registraron un total de 18 taxa, todos ellos determinados. En esta muestra se contaron 68 palinomorfos, encontrándose entre los taxa frecuentes *Alnus vera*, *Pinuspollenites* y *Quercoidites*. El taxa de interés cronoestratigráfico es *Momipites coryloides*.

Sección bloque caído, primera mina de Amatitlán, cerro el Calvario, Izúcar de Matamoros (figs. 15 a y b).

Se registraron un total de 16 muestras, 6 de ellas fueron positivas con números de catálogo Pb-8871, Pb-8872, Pb-8869, Pb-8870, Pb-8891 y Pb-8868. El conjunto paleopalnológico reveló un total de 61 taxa, 36 de ellos determinados y 25 indeterminados. Las muestras con mayor cantidad de palinomorfos fueron Pb-8872 (n = 209), Pb-8869 (n = 432) y Pb-8870 (n = 858).

En la muestra Pb-8872 abundaron las *Leiosphaeridia* (42.6%), siguiendo en importancia *Cicatricosisporites dorogensis* (9.1%), *Momipites coryloides* (8.1%), *Juglanspollenites* (7.7%), *Pinuspollenites* (5.7%), *Momipites microcoryphaeus* (5.3%), *Graminidites* (4.8%) y *Ephedripites* (2.9%). Los taxa de interés cronoestratigráfico de esta muestra fueron *Armeria*, *Cicatricosisporites dorogensis*, *Corsinipollenites*, *Momipites coryloides*, *M. microcoryphaeus*, *M. tenuipolus*, *Mutisiapollis* y *Psilatricolporites operculatus*.

En la muestra Pb-8869 dominaron las esporas de *Leiosphaeridia* (44.7%), *Stereigranisporis* aff. *granula* (27.8%), *Leptolepidites* (8.8%), *Cicatricosisporites dorogensis* (7.7%), *Deltoidospora* (4.2%) y *Verrucingulatisporites* (1.9%), de ellas, la spora de interés cronoestratigráfico es *C. dorogensis*.

Por último, en la muestra Pb-8870 se contaron 858 palinomorfos destacando las esporas sobre los granos de polen. Los taxa abundantes fueron *Leiosphaeridia* (62.1%), *Stereisporites* (19.7%), *Tubulifloridites* (6.8%), *Leptolepidites* (6.5%) y *Verrucingulatisporites* (3.1%).

Sección bloque levantado, primera mina de Amatitlán, cerro el Calvario, Izúcar de Matamoros, (fig. 16 a y b)

Las tres muestras colectadas en esta sección resultaron positivas con abundancia de polen-esporas y registradas como Pb-8896 (n = 155), Pb-8897 (n = 21) y Pb-8898 (n= 168). Se observaron un total de 44 taxa diferentes, 28 determinados y 16 indeterminados.

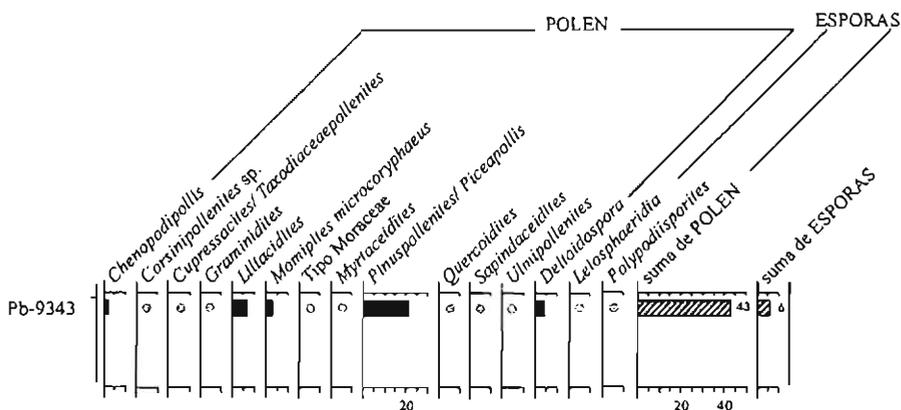


Figura 12. Conjunto paleopalinológico de la sección cantera "B" de Cuayuca mostrando el conteo de polen y esporas.

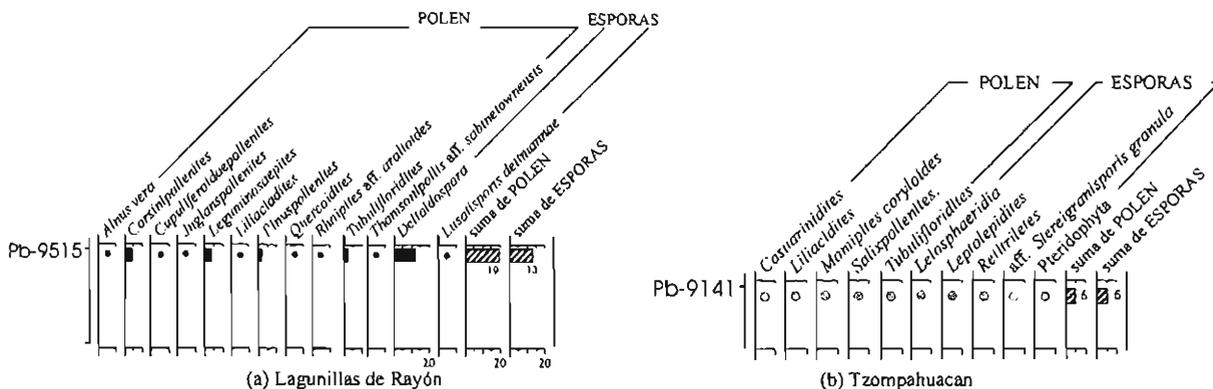


Figura 13. Conjuntos paleopalinológicos de las secciones Lagunillas de Rayón (a) y Tzompahuacan (b) mostrando el conteo de polen y esporas.

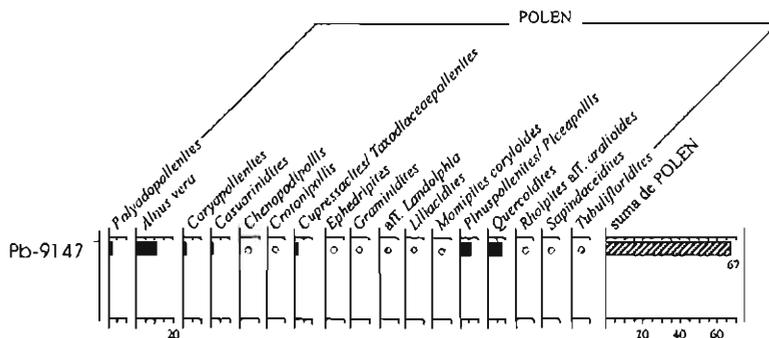


Figura 14. Conjunto paleopalinológico de la sección Lagunilla mostrando el conteo de polen y esporas.

La muestra Pb-8896 se caracterizó por el registro de abundantes *Liliacidites* (41.9%) y *Leiosphaeridia* (23.9%), siguiendo en importancia *Pinuspollenites* (7.1%), *Momipites microcoryphaeus* (4.5%), *Deltoidospora* (3.2%) y *Momipites coryloides* (2.6%). Los taxa de interés bioestratigráfico son *Armeria*, *Eucommia* y *Momipites coryloides*.

La muestra Pb-8898 presentó como elementos importantes a *Pinuspollenites* (27.4%), *Momipites coryloides* (16.7%), *Leiosphaeridia* (10.7%), *Deltoidospora* (8.3%), *Liliacidites* (6.5%), *Ephedripites* (4.8%), *Graminidites* (3.6%) y *Chenopodipollis* (3.6%). Los elementos de interés cronoestratigráfico son el complejo *Momipites* (*M. coryloides* y *M. tenuipolus*).

Sección Segunda cantera de Amatitlán, cerro el Calvario, Izúcar de Matamoros (cuadro 2.)

Se colectaron 4 muestras dos de ellas presentaron escaso material. La muestra Pb-8899 solo contenía cuatro granos de *Arecipites* y en la muestra Pb-8902 se observaron tres granos de polen de *Arecipites* y uno de *Pinuspollenites*. Ambas muestras no presentaron palinomorfos de interés cronoestratigráfico.

8.3 Diversidad y composición palinoflorística de la Formación Cuayuca

Con la finalidad de analizar la diversidad palinoflorística de la Formación Cuayuca se elaboró un cuadro con datos semicuantitativos (cuadro 2), la cual permitió examinar de manera integral la riqueza palinológica.

En la Formación Cuayuca se observaron 163 palinomorfos diferentes, de los cuales se determinaron un total de 97 taxa (cuadro 2) y 66 quedaron indeterminados dado que la mayoría de ellos se encontraron muy doblados o mal preservados, además fueron registrados como ejemplares únicos. Considerando los taxa determinados (fig. 17), el 13.4% (n = 13) corresponden a esporas de briofitas y pteridofitas, las gimnospermas están registradas con un 7.2% (n = 7) y las angiospermas son los elementos que constituyen la mayor riqueza (76.3%; n = 74), con dominancia de las dicotiledóneas (66%; n = 64) sobre las monocotiledóneas (10.3% ; n= 10). Por último, las algas se presentaron con 3.1% (n=3).

Las esporas mejor representadas en los conjuntos palinológicos fueron *Cicatricosisporites dorogensis*, *Leptolepidites*, *Stereisporites* y *Verrucingulatisporites*, las cuales fueron de frecuentes a abundantes exclusivamente en Izúcar de Matamoros. Es poco probable que estos elementos hayan sido de procedencia local, ya que ello indicaría condiciones ambientales de mayor humedad, cuando la litología permite deducir que en general, a nivel local, predominaban las tendencias hacia la aridez. Por lo anterior, se propone que dichas esporas fueran de origen alóctono, es decir, provenientes de zonas húmedas, las cuales posteriormente fueron acarreadas hasta dicha cuenca de depósito.

Entre las gimnospermas destacan las efedras (*Ephedripites*) y el pino (*Pinuspollenites*), los cuales llegaron a ser dominantes y frecuentes respectivamente en el área de Cuayuca. Hay que enfatizar que en el registro fósil, la abundancia de *Pinuspollenites* es debida a su condición anemófila, ya que la producción polínica de granos sacados de fácil dispersión es mayor que el polen producido por plantas entomófilas o amfífilas. Por este hecho se postula, que el polen de pino es un elemento alóctono, en contraste, *Ephedripites* es un elemento característico de zonas áridas y semiáridas que pudo estar creciendo en la cercanías del lago donde se depositó la Formación Cuayuca.

Las monocotiledóneas *Graminidites* y *Liliacidites* se encontraron como abundantes en la localidad de Cuayuca e Izúcar de Matamoros respectivamente.

Las dicotiledóneas se caracterizaron por una gran diversidad, sin embargo sólo una minoría fue frecuente ó dominante. Elementos frecuentes fueron el complejo *Momipites* con *M. coryloides* y *M. microcoryphaeus*, *Tiliaceae* (*Rhoipites*; en Izúcar de Matamoros), *Bursera* (*Rugulitriporites*) y las compuestas (*Tubuliflorites*). Finalmente las dominantes fueron *Chenopodiaceae-Amaranthaceae* (*Chenopodipollis*).

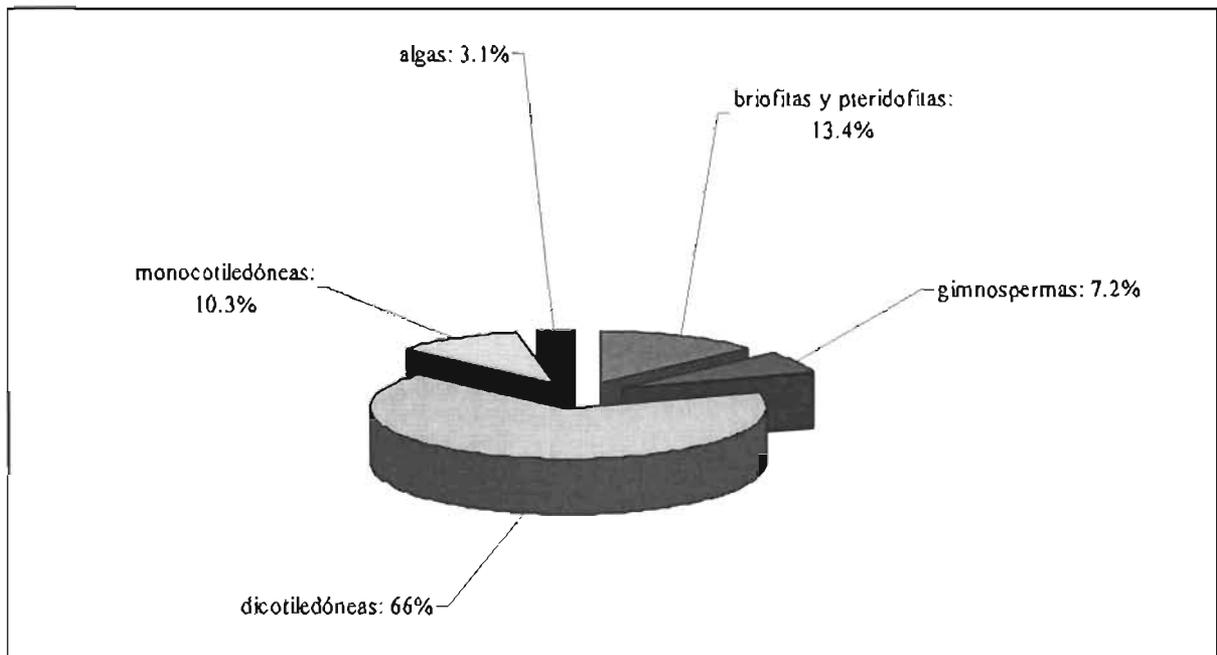


Figura 17. Diversidad palinológica registrada en la Formación Cuayuca.

Cuadro 2. Conjunto paleopalínológico semi-cuantitativo de granos de polen y esporas determinados en las nueve secciones pertenecientes a la Formación Cuayuca. Se incluyen los números de identificación (Id) de los taxa incluidos en el análisis cladístico PAE.

Estratotipos en Cuayuca: sección principal (Cuay), sección cantera "A" (CyA) y sección cantera "B" (CyB). Además, sección Tzopahuacan (Tzo), sección Lagunilla (Lag) y sección Lagunillas de Rayón (LagR). Finalmente, estratotipos en Izúcar de Matamoros: sección "Bloque levantado" (IzBl), segunda sección (IzS) y sección "bloque caído" (IzBC). Los símbolos indican la cantidad de especímenes encontrados: único (+) = 1; raro (□) = 2-4; común (⋈) = 5-20; frecuente (○) = 21-70; abundante (⊙) = 70-100; dominante (●) = >100.

PALINOMORFOS		Cuay	CyA	CyB	Tzo	Lag	LagR	IzBl	IzS	IzBC
ESPORAS DE PTERIDOFITAS Y BRIOFITAS										
TRILETES										
	<i>Camarozonosporites</i> Pant ex Potonié 1956									□
	<i>Cicatricosisporites dorogensis</i> Potonié & Gelletich 1933									○
0	<i>Deltoidospora</i> (Miner 1935) Potonié 1956	□	+	□			⋈	⋈		⋈
	<i>Foveotriletes</i> van der Hammen 1955 ex Potonié 1956		+							
	<i>Leiotriletes</i> Naumova 1939 ex Ishchenko 1952									□
1	<i>Leptolepidites</i> Couper 1953		□		+					⊙
3	<i>Lusatiasporis dettmannae</i> (Drugg) Srivastava 1972		□				+	+		
2	<i>Retitriletes</i> Pierce emend. Döring, Krutzsch, Mai & Schulz in Krutzsch 1963		□		+					
4	<i>Stereigranisporis granula</i> (Krutzsch & Sontag) Kedves 1982				+					●
	<i>Undulatisporites</i> Pflug in Thomson & Pflug 1953		+							
	<i>Verrucingulatisporites</i> Hiltmann 1967									○
MONOLETES										
	<i>Laevigatosporites</i> Ibrahim 1933		+							
5	<i>Polypodiisporites</i> Potonié 1931 ex Potonié 1956		⋈	+				+		
GRANOS DE POLEN										
GIMNOSPERMAS										
6	Complejo <i>Cupressacites</i> Bolkhovitina 1956 / <i>Taxodiaceapollenites</i> Kremp 1949 ex Potonié 195			+		□				□
	<i>Ephedripites (Distachyapites) claricristatus</i> (Shakmundes) Krutzsch 1970		○							
	<i>Ephedripites aff. krempii</i> Kedves 1997		○							

Cuadro 2. Continuación

Los símbolos indican la cantidad de especímenes: único (+) = 1; raro (□) = 2-4; común (×) = 5-20; frecuente (○) = 21-70; abundante (⊙) = 70-100; dominante (●) = >100.

Id	PALINOMORFOS	Cuay	CyA	CyB	Tzo	Lag	LagR	IzBl	IzS	IzBC
	<i>Ephedripites</i> aff. <i>viesenensis</i> Krutzsch 1961		○							
7	<i>Ephedripites</i> Bolchovitina 1953	×	+			+		×		×
8	<i>Pinuspollenites</i> Raatz 1938 ex Potonié 1958 / <i>Piceapollis</i> Krutzsch 1971	●	●	○		×	□	○	+	×
	<i>Pityosporites</i> Seward 1914		□							
ANGIOSPERMAS										
MONOCOTILEDÓNEAS										
9	aff. <i>Aglaoreidia</i> Erdtman 1960 emend. Fowler 1971	+	+							
	<i>Aglaoreidia pristina</i> Fowler 1971		+							
	Tipo <i>Annonaceae</i> Juss.	+								
10	<i>Arecipites</i> Wodehouse 1933 emend. Nichols <i>et al.</i> 1973	+	+					□	×	□
	Tipo <i>Commelinaceae</i> R.		+							
	Tipo <i>Cyperaceae</i> Juss.							□		
11	<i>Graminidites</i> Cookson 1947 ex Potonié 1960	+	⊙	+		□		×		×
12	<i>Liliacidites</i> Couper 1953	×	×	×	+	+	+	⊙		×
	<i>Monocolpopollenites</i> aff. <i>texensis</i> Nichols, Ames & Traverse, 1973									+
39	Tipo <i>Typha</i> L.									+
DICOTILEDÓNEAS										
14	<i>Alnus vera</i> (Potonié) Matín y Rose 1966	+	+			×	+	□		×
36	Tipo <i>Armeria</i> (DC) Willd.	□	+					□		+
	<i>Bombacacidites</i> Couper 1958		□							
15	<i>Caryapollenites</i> Raatz (1937) 1938 ex Potonié 1960	+				□		+		
	Tipo <i>Caryophyllaceae</i> Juss.		□							
16	<i>Casuarinidites</i> Cookson & Pike 1954	□	×		+	+		□		
17	<i>Corsinipollenites</i> Nakoman 1965		×	+			□			□
	<i>Crotonipollis</i> De Lima 1976					+				
18	<i>Cupuliferoidaepollenites</i> Thomson & Thiergart, 1950		□				+			
19	<i>Chenopodipollis</i> Krutzsch 1966	×	●	□		+		×		×
20	<i>Eucommia</i> Oliver	+	×					×		
	Tipo <i>Euphorbiaceae</i> Juss.	□								
	Tipo <i>Fabaceae</i> Lindley		+							
35	<i>Favitricolporites</i> Sah 1967(Dec.)	+	+							

Cuadro 2. Continuación

Los símbolos indican la cantidad de especímenes: único (+) = 1; raro (□) = 2-4; común (X) = 5-20; frecuente (○) = 21-70; abundante (⊙) = 70-100; dominante (●) = >100.

Id	PALINOMORFOS	Cuay	CyA	CyB	Tzo	Lag	LagR	IzBl	IzS	IzBC
	Tipo <i>Ficus</i> L.		+							
	Tipo <i>Gesneriaceae</i> Dumort.		+							
	Tipo <i>Glycydendron</i> Ducke.	+								
	<i>Intratropollenites</i> Thomson y Pflug <i>emend.</i> Mai 1961		+							
21	<i>Juglanspollenites</i> Raatz 1939	+	+				+			+
	Tipo <i>Labiatae</i> Juss.	+								
38	aff. <i>Landolphia</i> Pal.	□	X			+				+
22	<i>Leguminosaepites</i> Baksi & Deb 1976	+	+				□			
	Tipo <i>Linum</i> L.		+							
	<i>Lymingtonia</i> sp.		X							
	Tipo <i>Lisianthus</i> P. Browne	□								
	<i>Magnaperiporites</i> González 1967		+							
	<i>Malpighiaceoidites</i> Takahashi & Jux 1989		□							
	<i>Malvacipollis spinulosa</i> Frederiksen 1983		□							
	<i>Margocolporites vanwijhei</i> Germeraad, Hopping & Müller 1968		□							
	<i>Margocolporites</i> Ramanujam 1966 ex Srivastava 1969b <i>emend.</i> Pocknall y Mildenhall 1984		+							
	Tipo <i>Meliaceae</i> Juss.		+							
23	<i>Momipites coryloides</i> Wodehouse	○	○		+	+		○		X
24	<i>Momipites microcoryphaeus</i> (Potonié) Nichols 1973	○	X	□				○		X
25	<i>Momipites tenuipolus</i> Anderson 1960		+					+		+
37	Tipo <i>Moraceae</i> Link.	+		+						
	<i>Mutistapollis</i> Macphail y Hill 1994									+
26	<i>Myrtaceldites</i> Cookson y Pike 1954			+				□		□
	Tipo <i>Onagraceae</i> Juss.		+							
	<i>Peisyncolporites</i> Germeraad, Hopping & Muller 1968		+							
27	<i>Platanoidites</i> Potonié, Thomson & Thiergart 1951 ex Potonié 1960	□						+		□
13	<i>Polyadopollenites</i> aff. <i>pflugii</i> Cavagnetto & Guinet 1994		+							
	<i>Polyadopollenites</i> sp.1	+								
	<i>Polyadopollenites</i> sp.2									+
	<i>Polygalacidites</i> Sah & Dutta 1966		+							
	Tipo <i>Polygonaceae</i> Juss.		+							
28	<i>Psilatricolporites operculatus</i> Van der Hammen & Wijmstra 1964		□							□

Cuadro 2. Continuación

Los símbolos indican la cantidad de especímenes: único (+) = 1; raro (□) = 2-4; común (×) = 5-20; frecuente (○) = 21-70; abundante (⊙) = 70-100; dominante (●) = >100.

Id	PALINOMORFOS	Cuay	CyA	CyB	Tzo	Lag	LagR	IzBl	IzS	IzBC
	<i>Psilatricolporites</i> van der Hammen 1956 ex van der Hammen y Wijmstra 1964		□							
	<i>Pterocaryapollenites</i> Raatz (1937) 1938 ex Potonié 1960		+							
29	<i>Quercoidites</i> Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex Potonié 1960	×	□	+		×	+	×		×
	<i>Rhamnaceapollenites</i> Thielle-Pfeiffer 1980		□							
30	<i>Rhoipites</i> aff. <i>aralioides</i> Pocknall & Mildenhall 1984		□			+	+			○
31	<i>Rugulitriporites</i> Muller 1968	×	○					□		×
	Tipo <i>Sabicea</i> Aublet.		+							
	<i>Salixpollenites</i> Srivastava 1966				+					
32	<i>Sapindaceldites</i> Sun & Zhang 1979 in Sun, Zhang & Hou			+		+				
33	<i>Striatricolporites</i> Van der Hammen 1956 ex Leindelmeyer 1966	×	□					□		
34	<i>Thomsonipollis</i> aff. <i>sabinetownensis</i> Elsik 1974		+				+			
40	<i>Tubulifloridites</i> Cookson ex Potonié 1960	×	+		+	○	□	□		○
	Tipo <i>Thymelaeaceae</i> Juss.		□							
41	<i>Ulmipollenites</i> Wolf 1934	□	○	+				□		+
	Tipo <i>Urticaceae</i> Juss.	+								
	Tipo <i>Valerianaceae</i> Batsch.		+							
	Tipo <i>Vitaceae</i> Juss.		□							
	cf. <i>Zonocostites</i> Germeraad, Hopping & Muller 1968		+							
ALGAS										
	<i>Chomotriletes</i> Naumova 1939 ex Naumova 1953									□
	<i>Hydrodictyon</i>									+
42	<i>Leiosphaeridia</i> Eisenack 1958	□	+	+	+			○		●

9. ANÁLISIS DE RESULTADOS

9.1 Análisis comparativo entre secciones de la Formación Cuayuca

El análisis comparativo entre las secciones se llevó a cabo empleando un análisis de simplicidad de endemismos “PAE”, herramienta biogeográfica que permite descubrir los patrones de distribución de organismos en base a la biota compartida (Crisci, 2001; Crisci *et al.*, 2003; Rosen, 1988; Morrone 1994, 2001, 2003, 2004; Morrone y Crisci, 1995).

En general, se acepta que las especies compartidas son análogas a caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) y las conexiones bióticas entre secciones podrán ser deducidas a partir de las dicotomías establecidas en los cladogramas obtenidos. El cladograma o diagrama jerárquico se basa en el principio de parsimonia, método que permite la máxima corroboración de las observaciones, que en este caso particular corresponden a taxa compartidos.

El análisis PAE de secciones, arrojó un solo árbol con 85 pasos, con un índice de consistencia (Ci) de 0.50 y un índice de retención (Ri) igual a 0.55.

Analizando el cladograma (fig. 18), el nivel más basal es el I donde se relaciona Tzompahuacan (Tzo) con el resto de las secciones por la presencia de dos elementos: *Liliacidites* (12) y *Tubulifloridites* (40). El nivel II, incorpora a la sección Lagunillas de Rayón (LagRay) con el resto de las secciones agrupadas hasta el nodo III y está definido por *Alnipollenites* (14), *Quercoidites* (29) y *Rhoipites* (30). Por otro lado, el nivel III agrupa a Lagunillas (Lag) con el nodo IV, gracias a que comparten tres taxa: *Cupressacites/Taxodiaceapollenites* (6), *Graminidites* (11) y *Chenopodipollis* (19). El nivel IV relaciona a la sección “B” de Cuayuca (CyB) con el nodo V, por la presencia de *Momipites microcoryphaeus* (24), *Myrtaceidites* (26) y *Ulmoideipites* (41). El nivel V asocia a la sección bloque caído de Izúcar de Matamoros (IzBC) con el nodo VI, esta agrupación (nivel V) está definida por *Momipites tenuipolus* (25), *Platanoidites* (27), *Rugulitriporites* (31) y tipo *Armeria* (36). La sección del Bloque levantado de Izúcar de Matamoros (IzBl) y el nodo VII comparten *Eucommia* (20) y *Striatricolporites* (33). El nivel más derivado es el VII, donde se agrupan dos secciones de Cuayuca: sección

principal (Cuay) y Sección A (CyA) y esta definido por la presencia de aff. *Aglaoreidia* (9) y *Syncolporites* (35).

Cuadro 3. Relación de taxa que definen cada agrupación en el cladograma de secciones.

Nodo	Taxa
I	<i>Liliacidites</i> (12) y <i>Tubulifloridites</i> (40)
II	<i>Alnipollenites</i> (14), <i>Quercoidites</i> (29) y <i>Rhoipites</i> (30)
III	<i>Cupressacites/Taxodiaceapollenites</i> (6), <i>Graminidites</i> (11) y <i>Chenopodipollis</i> (19)
IV	<i>Momipites microcoryphaeus</i> (24), <i>Myrtaceidites</i> (26) y <i>Ulmoideipites</i> (41)
V	<i>Momipites tenuipolus</i> (25), <i>Platanoidites</i> (27), <i>Rugulitriporites</i> (31) y tipo <i>Armeria</i> (36)
VI	<i>Eucommia</i> (20) y <i>Striatricolporites</i> (33)
VII	aff. <i>Aglaoreidia</i> (9) y <i>Syncolporites</i> (35)

Alguno de los taxa que definen los niveles jerárquicos más derivados (cuadro 3: niveles V-VII) son índices que ayudan a precisar la edad de la Formación Cuayuca, como se detallará más adelante (ver el apartado 10.1). Entre ellos están *Aglaoreidia* (9), *Eucommia* (20), *Momipites tenuipolus* (25), *Favitricolporites* (35) y *Armeria* (36), mientras que elementos índices que se encuentran en diferentes niveles jerárquicos son *Psilatricolporites operculatus* (28) y *Thomsonipollis* aff. *sabinetownensis* (34). Además, dos elementos índices están ausentes en el cladograma: *Corsinipollenites* (17) y *Momipites coryloides* (23), probablemente porque no definen ninguna asociación.

Con base en los resultados obtenidos, *Rugulitriporites* (31) y *Striatricolporites* (33) pudieran ser considerados en un futuro como índices, lo cual se corroborará en la medida en que más paleocuecas terciarias contiguas a la paleocuenca donde se depositó la Fm. Cuayuca, sean analizadas.

En general, la hipótesis de relación entre las diferentes secciones de la Fm. Cuayuca postulada con base en los taxa compartidos coincide con vínculos de tipo histórico (espacio-

temporales), ya que de acuerdo a las observaciones de campo, las secciones que corresponden a la parte superior del miembro Mcy fueron las más derivadas (B). En contraste, las secciones que estratigráficamente se ubican en la base de dicho miembro (más antiguas) se encuentran también basalmente en el cladograma (A).

Por otro lado, es importante hacer notar que en este caso particular, las secciones basales fueron las menos diversas, mientras que las secciones más derivadas se caracterizaron por tener mayor diversidad y abundancia de palinomorfos.

Finalmente, con el análisis PAE se evidencian las conexiones bióticas entre en área de Cuayuca y la zona de Izúcar de Matamoros (nodos V-VII). Aún cuando el trabajo de Fries (1966) no abarcó el área de Izúcar, los análisis palinológicos muestran una clara relación, por lo que ahora es posible afirmar que las secciones evaporíticas de Izúcar de Matamoros pertenecen a la Formación Cuayuca.

9.2 Correlación Palinoestratigráfica

Por medio de esta investigación se reconstruyó las secuencias palinoestratigráficas del miembro "Mcy" descrito por Fries (1966), con lo cual se pretende sentar las bases para caracterizar a futuro una biozonación detallada, que deberá irse complementando con nuevas secciones analizadas desde el punto de vista palinoestratigráfico pues se carece de microfósiles que puedan ayudar a establecer la cronoestratigrafía de la Formación Cuayuca.

Con base en los resultados obtenidos del análisis de parsimonia (PAE), se llevó a cabo una correlación palinoestratigráfica entre las secciones que se encuentran hacia la cima del miembro Mcy, las cuales se encuentran agrupadas como "B" en el cladograma de la figura 18. Dos de ellas corresponden a las secciones bloque caído y bloque levantado de Izúcar de Matamoros y comprenden tres muestras: Pb-8872, Pb-8898 y Pb-8896. Ambas secciones se correlacionaron a su vez con la sección principal (muestras Pb-9137 y Pb-9138) y la sección "A" (muestras Pb-9340 y Pb-9334) de Cuayuca, en la localidad tipo.

En la correlación palinoestratigráfica obtenida (figura 19) se muestran dos elementos comunes a todas las secciones: *Armeria* (36) y *Momipites coryloides* (23). *Eucommia* (20) solo se presenta en tres de ellas (bloque levantado, sección principal y A de Cuayuca). Por otro lado, existen algunos taxa índices que aún cuando no se encuentren en todas las secciones, representan elementos compartidos entre Izúcar de Matamoros y Cuayuca, tal es el caso de *Corsinipollenites* (17; bloque caído y Cuayuca A), *Momipites tenuipolus* (25; bloque caído, bloque levantado y Cuayuca A) y *Psilatricolporites operculatus* (28; bloque caído y Cuayuca A). Esta correlación estratigráfica confirma que los bloques evaporíticos de Izúcar de Matamoros corresponden a la Formación Cuayuca aun cuando Fries no lo contempló. Sin embargo, gracias a las evidencias palinológicas se ha podido constatar que la paleocuenca se extendía hasta esa región como lo había sugerido de Cserna en el libro guía de la excursión México-Oaxaca, donde se muestra una fotografía de los horizontes evaporíticos en la carretera federal 140, km 163.3, cerca de la entrada a Izúcar de Matamoros (Rodríguez-Torres, 1970).

Finalmente, en dos secciones se registraron taxa índices exclusivos, tal es el caso de *Mutisiapollis* en el bloque caído de Izúcar de Matamoros y de *Favitricolporites* en la sección

principal de Cuayuca. Diez taxa fueron exclusivos de la sección A de Cuayuca: *Aglaoreidia pristina*, *Bombacacidites*, *Ephedripites claricristatus*, *Intratropipollenites*, *Lymingtonia*, *Magnaperiporites*, *Malvacipollis spinulosa*, *Margocolporites vanwijhei*, *Polyadopollenites* aff. *pflugii* y *Thomsonipollis* aff. *sabinetownensis*. Los elementos exclusivos de una sección no fueron considerados para el análisis de simplicidad de endemismos por carecer de potencial de agrupación. Si bien estos taxones no permiten establecer correlaciones entre las secciones, si son clave para corroborar la edad de la Fm. Cuayuca.

Los taxa índices corroboraron no solo las relaciones bióticas entre Cuayuca e Izúcar de Matamoros sino que confirmaron que son de edades similares. De acuerdo a los rangos cronoestratigráficos de los elementos índice se establece, como se detallará más adelante (ver sección 10.1 sobre reasignación cronoestratigráfica), que la Formación Cuayuca no es Miocénica (Fries, 1966), ahora es posible proponerla como de edad Eoceno superior – Oligoceno inferior.

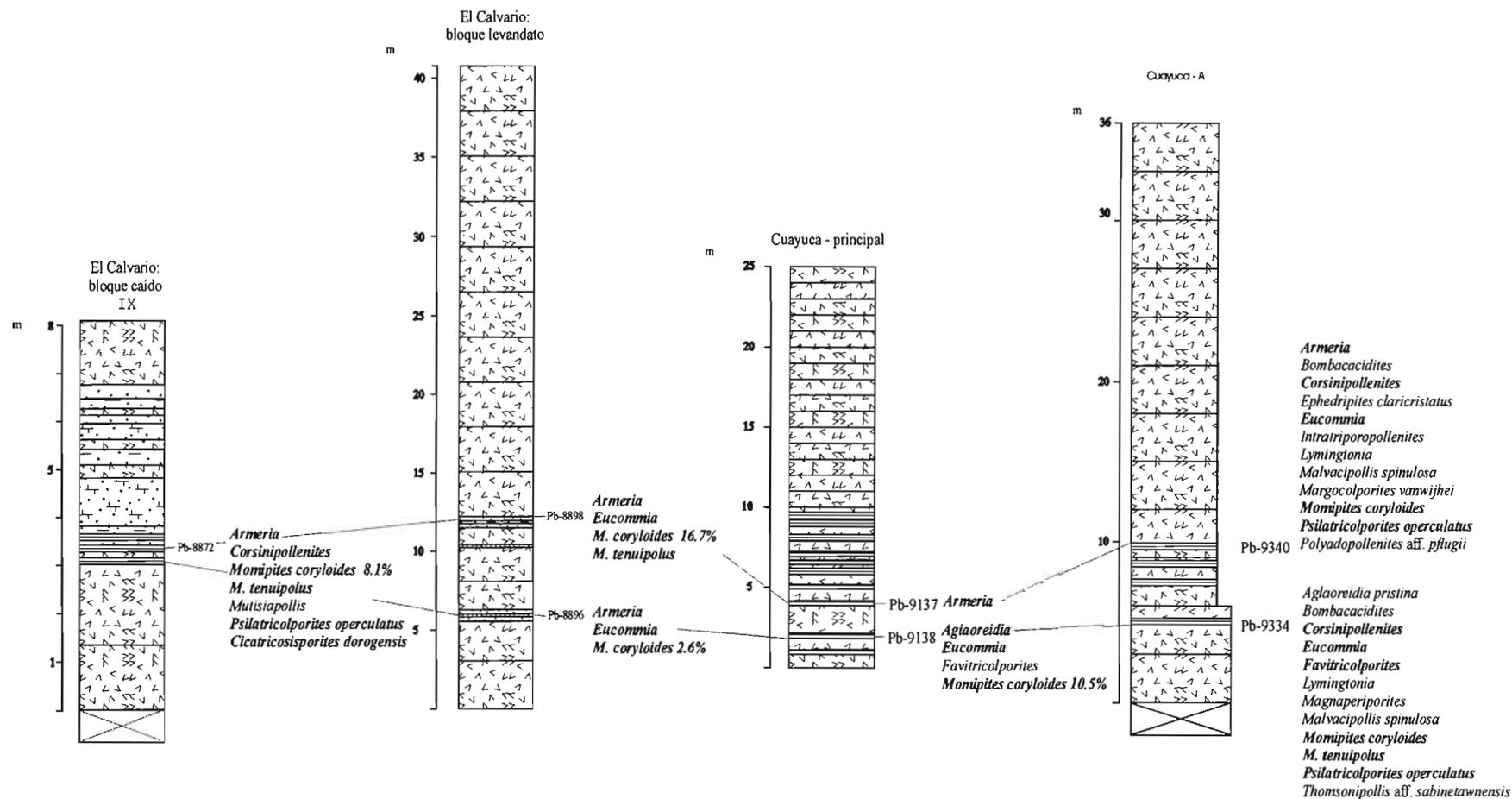


Figura 19. Correlación palinoestratigráfica entre secciones de la Fm. Cuayuca ubicadas en la localidad Cuayuca e Izúcar de Matamoros (El Calvario). Se muestra el número de catálogo de la muestra, el nivel en la sección y los elementos de interés cronoestratigráfico.

9.3 Comparación con otras paleofloras terciarias de México

En este apartado se expone la síntesis de los resultados obtenidos para la Formación Cuayuca y se comparan con aquellos registrados en otras investigaciones paleopalinológicas de carácter bioestratigráfico en formaciones terciarias marinas y continentales de México. En el caso de las cuencas marinas sólo se compararon los palinomorfos de origen continental. Para tal efecto, se recurrió a dos tipos de análisis cualitativos; uno de ellos fue comparando los listados de los conjuntos palinológicos y el segundo fue un análisis biogeográfico de simplicidad de endemismos.

Los trabajos que se incluyeron en este análisis comparativo por considerarse los más completos se muestran en el cuadro 4.

Cuadro 4. Investigaciones paleopalinológicas tomadas en cuenta en el análisis de simplicidad de endemismos "PAE". Se destaca el Grupo Balsas ☉

	AUTOR(ES)	FORMACIONES/ ZONA DE ESTUDIO	AMBIENTE
PLIOCENO	Graham, 1975	(D) Paraje Solo: Coatzacoalcos, Veracruz	Lagunar – costero
MIOCENO	Palacios y Rzedowski, 1993	(E) Pichucalco: Chiapas	Manglar – costero
OLIGOCENO – MIOCENO	Biaggi, 1978	(F) Formación La Quinta: Chiapas	Lagunar – costero
OLIGOCENO	Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga (en proceso)	(A) Formación San Gregorio: Baja California Sur	Marino
EOCENO – OLIGOCENO	Ramírez-Arriaga en este trabajo	(B) Formación Cuayuca: Cuayuca e Izúcar de Matamoros, Puebla.	Continental
	☉Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999	(C) Formación Pie de Vaca: Tepexi, Puebla	Continental

Considerando los conjuntos palinológicos de la Fm. Cuayuca y contrastándola con la Fm. Pie de Vaca (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999), se observó que ambas comparten los siguientes 46 taxones: *Acacia*, *Aglaoreidia*, *Anacardiaceae*, *Anthoceros*, *Armeria*, *Bombacaceae*, *Bursera*, *Caesalpinia*, *Carya*, *Compositae*, *Corsinipollenites*, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, *Cyatheaceae*, *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae-Amaranthaceae*, *Ephedripites claricristatus*, *Ephedripites*, *Eucommia*, *Gramineae*, *Juglans*, *Labiatae*, *Laevigatosporites*, *Leguminosae*, *Liliacidites*, *Liquidambar*, *Lycopodium*, *Malvacipollis*,

Meliaceae, *Momipites coryloides*, *Momipites microcoryphaeus*, Moraceae, Myrtaceae, *Picea*, *Pinus*, *Platanus*, Polygalaceae, Polygonaceae, *Pterocarya*, *Quercus*, Rosaceae, Sapindaceae, *Selaginella*, Tiliaceae, *Typha*, *Ulmus* y Urticaceae. Las diferencias entre ambas formaciones están, relacionadas principalmente con la litología. En este sentido, la Formación Cuayuca presenta dominancia de secciones evaporíticas lo cual indirectamente predice condiciones más xéricas, mientras que la Fm. Pie de Vaca carece de tales horizontes evaporíticos y presenta dominancia de rocas siliciclásticas.

Por otro lado, un gran número de taxa (38) se comparten entre la Fm. Cuayuca y las Fosforitas del Oligoceno de Baja California Sur (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, en preparación): *Acacia*, *Alchornea*, *Alnus*, Anacardiaceae, Bombacaceae, *Bursera*, *Caesalpinia*, *Carya*, *Casuarinidites*, Compositae, *Corsinipollenites*, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Cyatheaceae, Chenopodiaceae-Amaranthaceae, *Ephedripites*, *Eucommia*, Euphorbiaceae, Fabaceae, Gramineae, *Juglans*, Labiatae, *Liliacidites*, *Lycopodium*, Meliaceae, *Momipites coryloides*, Myrtaceae, *Pinus*, Polygalaceae, Polygonaceae, Pteridophyta, *Quercus*, Rosaceae, *Selaginella*, Sterculiaceae, Tiliaceae, *Thypha*, *Ulmus* y Urticaceae.

El trabajo de Biaggi (1978) sobre el Oligo-Mioceno de Chiapas y la Fm. Cuayuca registran 25 taxa compartidos: *Acacia*, *Alchornea*, *Alnus*, *Arecipites*, *Casuarinidites*, *Celtis*, Chenopodiaceae-Amaranthaceae, *Ficus*, Gramineae, *Juglans*, Labiatae, *Liliacidites*, *Liquidambar*, *Lycopodium*, Myrthaceae, Onagraceae, *Pinus*, *Pterocarya*, *Quercus*, *Salix*, *Selaginella*, *Sphaeropteris*, *Sterculiaceae*, *Ulmus* y Urticaceae.

Entre el trabajo de Palacios y Rzedowski (1993), sobre el Mioceno de Chiapas, y la Fm. Cuayuca (Grupo Balsas) existe una correspondencia de 32 taxa: *Acacia*, *Alchornea*, *Alnus*, Annonaceae, *Bursera*, *Carya*, *Celtis*, Compositae, *Cupressus-Juniperus-Taxodium*, Cyathaceae, Chenopodiaceae-Amaranthaceae, *Ephedripites*, Gramineae, *Juglans*, *Laevigatosporites*, *Leiotriletes*, *Liliacidites*, *Liquidambar*, *Lycopodium*, Meliaceae, *Mimosa*, *Picea*, *Pinus*, *Platanus*, *Platycarya*, *Quercus*, *Rhamnus*, *Salix*, *Selaginella*, *Thomsonipollis*, *Ulmus* y Urticaceae. Aún cuando existen dichos taxa en común, existen diferencias significativas entre las asociaciones del Mioceno y aquellas registradas en el Grupo Balsas, destacando la gran abundancia (hasta un 30%) de *Engelhardtia* (*Momipites*), Polypodiaceae y Melastomataceae durante el Mioceno. Por otro lado, *Pinus* y *Picea* también se presentan en

el Grupo Balsas pero con porcentajes menores, y un elemento encontrado con gran abundancia en el Mioceno son los encinos (*Quercus*), los cuales, aún cuando están presentes en Tepexi y Cuayuca se registran con bajos porcentajes. Los bosques mesófilos del Mioceno tienen una gran similitud con los actuales de acuerdo con Palacios-Chavez y Rzedowski (1993).

Finalmente, entre el trabajo de Graham (1975) sobre el Plioceno de Veracruz y la Fm. Cuayuca existen 17 taxa en común: *Alchornea*, *Alnus*, *Bursera*, *Celtis*, *Chenopodiaceae*-*Amaranthaceae*, *Compositae*, *Cyperaceae*, *Gramineae*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Lycopodium*, *Mimosa*, *Picea*, *Pinus*, *Quercus*, *Selaginella* y *Ulmus*.

Fue necesario aplicar el análisis PAE para tener un mejor conocimiento sobre la relación que guarda la Formación Cuayuca con otras paleocuecas. Posiblemente, las relaciones palinoflorísticas obtenidas a partir del análisis biogeográfico entre paleocuecas terciarias deberán corresponder con su edad y proximidad.

El análisis PAE resultó en dos cladogramas con 158 pasos, con un Ci de 0.63 y un Ri de 0.53. El cladograma de consenso estricto muestra las conexiones históricas hipotéticas entre las formaciones terciarias, apoyadas solo por presencias. La figura 20 muestra las relaciones de las paleocuecas terciarias comunes a ambos cladogramas y las resoluciones alternativas de ambos cladogramas igualmente parsimoniosas (figs. 20 A y B).

El cladograma de consenso estricto muestra dos grupos principales. Por una parte se agrupan las paleocuecas del Paleógeno del centro-sur de México (Formaciones Cuayuca y Pie de Vaca) con las fosforitas de Baja California Sur (fig.20: I y II) y por otro lado, se asocian las paleocuecas del Neógeno (fig. 20: III) ubicadas en el sureste de México (fig.21).

La politomía (fig. 20: III) en el consenso estricto es el resultado de dos resoluciones que difieren por la posición relativa de las formaciones La Quinta y Paraje Solo. Tomando en cuenta la edad geológica de ellas, se apoya la resolución en la que la Fm. Paraje Solo y Pichualco aparecen como hermanas (fig. 20B).

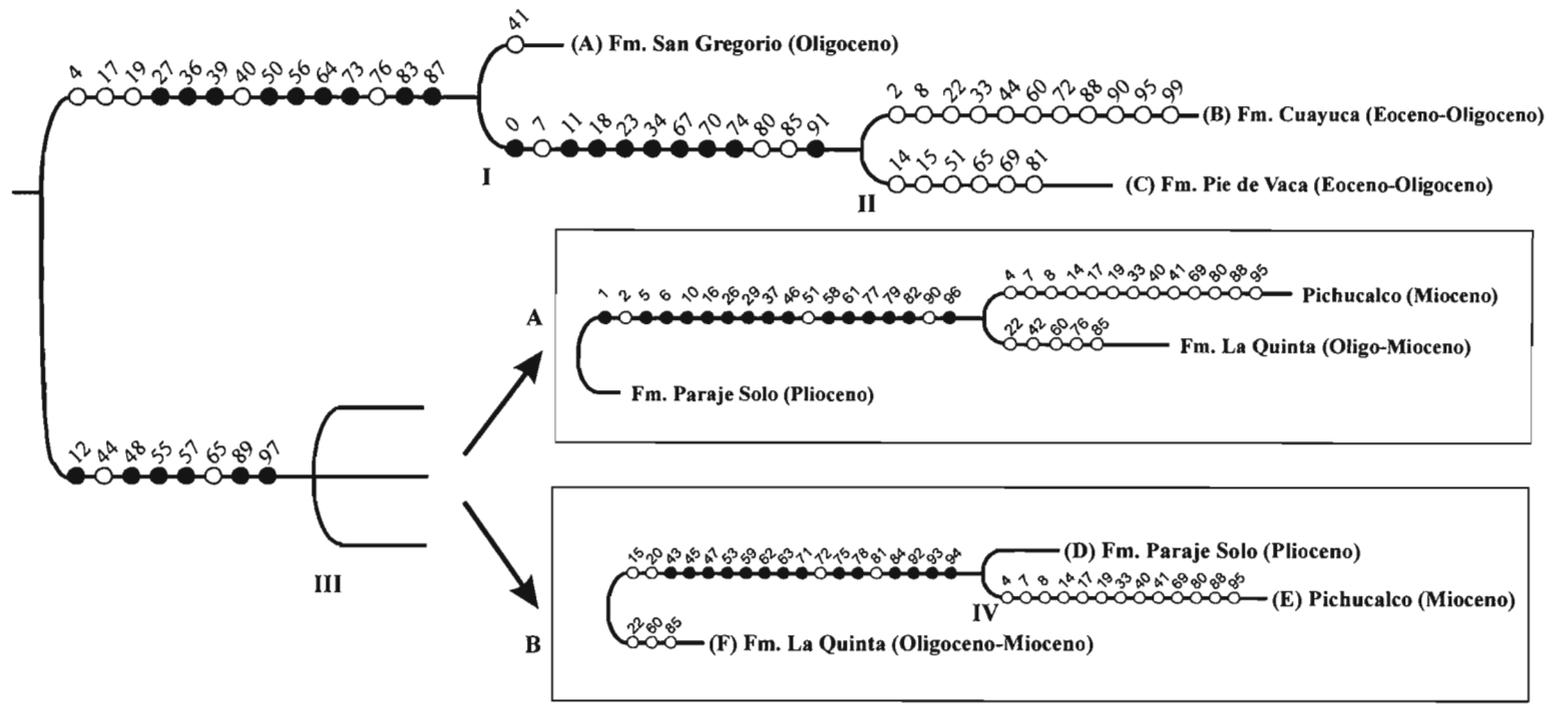


Figura 20. Cladograma de consenso estricto mostrando las resoluciones alternativas (A y B) presentes en los árboles más parsimoniosos (176 pasos, Ci= 0.56 y Ri = 0.39). Los números sobre los círculos corresponden a los taxa citados en el anexo 5. Las fuentes de información para el análisis se enlistan en el cuadro 4.

De acuerdo con el cladograma, la asociación neógena entre la Fm. Paraje Solo (Plioceno) y Pichucalco de edad Mioceno (fig. 20: B) se apoya por la presencia de 14 taxa: *Cedrela* (43), cf. *Malpighia* (45), *Coccoloba* (47), *Cuphea* (53), *Faramea* (59), *Guarea* (62), *Hedyosmum* (63), *Meliosma* (71), *Myrica* (75), *Passiflora* (78), *Populus* (84), *Serjania* (92), *Smilax* (93) y *Struthanthus* (94). Esta agrupación se asocia a su vez con la Formación La Quinta (Oligo-Mioceno), los elementos que definen esta asociación son *Pteris* (12), *Combretum* (48), *Engelhardtia* (55), *Eugenia* (57), *Rhizophora* (89) y *Tournefortia* (97).

La agrupación de las cuencas Paleógenas no muestra conflicto. La asociación "II" reúne al Grupo Balsas: Formaciones Cuayuca y Pie de Vaca y está definida por 9 taxa (fig. 20): *Anthoceros* (0), *Polypodiisporites* (11), *Ephedripites cralicristatus* (18), *Aglaoreidia* (23), *Armeria* (34), *Leguminosaepites* (67), *Malvacipollis* (70), *Momipites microcoryphaeus* (74), y *Sapindacidites* (91). De ellos destacan *Aglaoreidia*, *Armeria*, *E. claricristatus* y *M. microcoryphaeus* por ser de interés cronoestratigráfico. El Grupo Balsas se relaciona a su vez con la Fm. San Gregorio de Baja California Sur (fig. 20: I). Nueve elementos importantes apoyan esta asociación: *Typha* (27), *Bombacacydites* (36), *Margocolporites vanwijhei* (39), *Corsinipollenites* (50), *Eucommia* (56), *Heliocarpus* (64), *M. coryloides* (73), *Polygalacidites* (83) y *Reevesia* (87). Los taxa de interés cronoestratigráfico compartidos son *Bombacacidites*, *Corsinipollentites*, *Eucommia*, *M. coryloides* y *Margocolporites vanwijhei*.

Aunque la Fm. San Gregorio se encuentra actualmente muy alejada (en la península de Baja California), es importante destacar que durante el Eoceno superior Baja California aún se encontraba unida a la parte principal de México, tiempo durante el cual compartía una composición florística similar a la encontrada en las Formaciones Pie de Vaca y Cuayuca.

La Fm. Cuayuca, objeto de estudio en la presente investigación se relacionó con la Fm. Pie de Vaca, ambas formaciones se encuentran muy próximas y comparten elementos índices del Eoceno superior – Oligoceno inferior, por lo que la Fm. Cuayuca podría pertenecer al Grupo Balsas (fig. 21).

Con el análisis PAE se muestran las *relaciones* entre algunas formaciones terciarias, precisándose los taxa que definen cada asociación. Las dicotomías terminales de los cladogramas representan dos áreas entre las cuales ha ocurrido un intercambio biótico más recientemente (fig. 21).

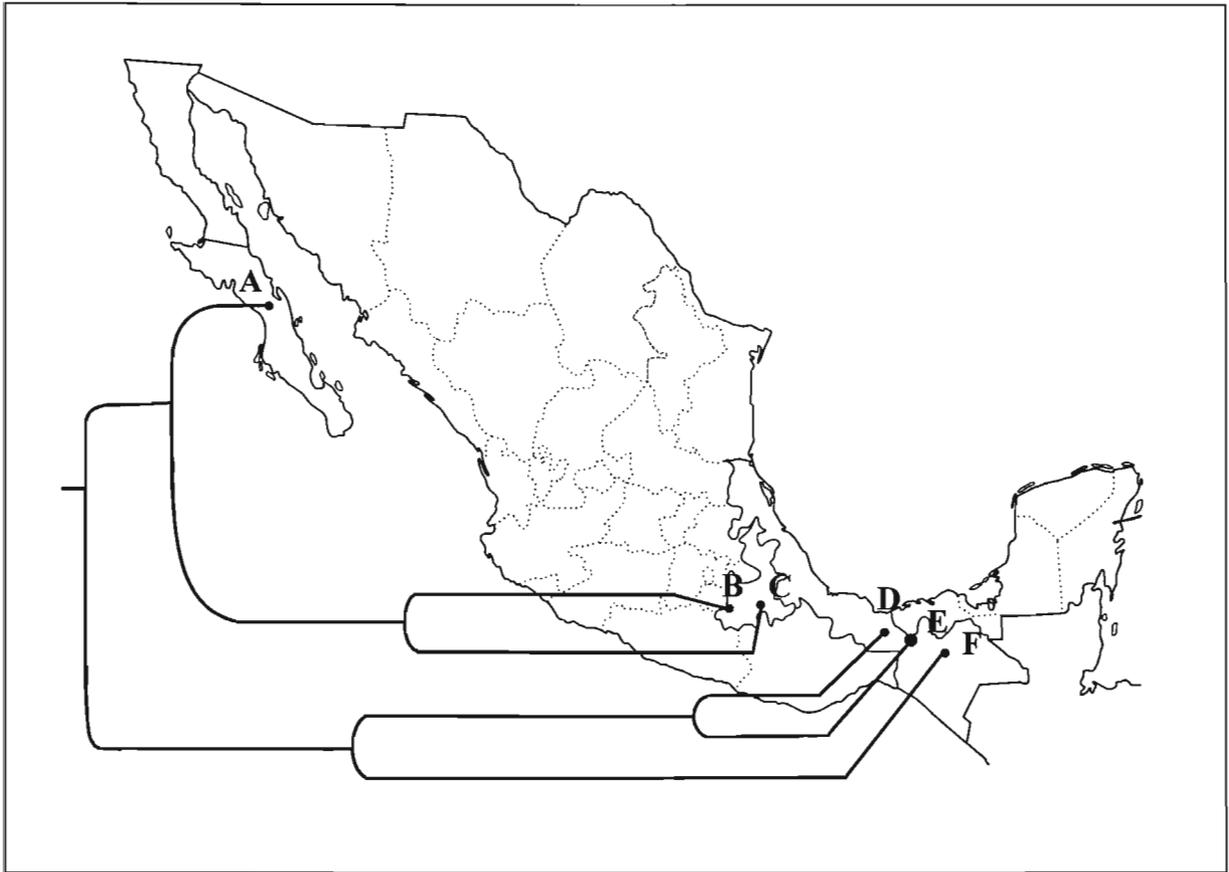


Figura 21. Relación entre paleocuevas paleógenas: (A) Fm. San Gregorio; (B) Fm. Cuayuca; (C) Fm. Pie de Vaca; (D) y neógenas: Fm. Paraje Solo; (E) Pichucalco y (F) Fm. La Quinta, según uno de los árboles más parsimoniosos del análisis PAE.

El método PAE fue originalmente propuesto para emplearse con datos de horizontes geológicos y utilizando diferentes niveles taxonómicos, lo cual permitió interpretar la historia de las áreas ocupadas por los taxa a través del tiempo, asumiendo que han existido extinciones azarosas (Morrone y Crisci, 1995; Rosen, 1988). Los cladogramas constituyen una alternativa a los métodos fenéticos de clasificación (Morrone, 2004; Rosen, 1988), son hipótesis acerca de las relaciones históricas entre las secciones y formaciones, en donde el grupo externo usado para enraizar es considerado un área tan antigua geológicamente que ninguno de los taxones estudiados había evolucionado aún (interpretación histórica), por lo

que las relaciones que se muestren en el cladograma reflejaron intercambios bióticos (Morrone, 2004).

Lo interesante en el análisis de formaciones fue que las agrupaciones, tienen relación directa con su edad, hacia la base del cladograma se tienen las formaciones más antiguas y las dicotomías terminales corresponden a formaciones más recientes, por lo que las relaciones se correlacionaron con el componente histórico.

Sin embargo, como todo método, el análisis PAE tiene sus limitantes, una de ellas es el no tomar en cuenta las relaciones filogenéticas entre taxa, considerando únicamente su distribución (Brooks y Van Veller, 2003; Porzecanski y Cracraft, 2005). Debido a que se comparan taxa de diferentes grupos taxonómicos, sería complicado incluir las relaciones filogenéticas ya que por un lado no se cuenta con hipótesis para todas ellas, y por otro lado, en el registro fósil hay taxa extintos sin representantes actuales, lo cual hace complicado el análisis filogenético de dichos linajes.

Otra limitante es cuando las asociaciones pueden estar definidas por ausencias de taxones (Brooks y van Veller, 2003; Porzecanski y Cracraft, 2005); sin embargo, este no es el caso para la presente investigación, ya que todas las asociaciones obtenidas en los cladogramas están definidas por presencias de taxa y hay que destacar que algunos taxa que definen las asociaciones son de interés cronoestratigráfico.

Por los alcances obtenidos en el análisis PAE se recomienda su empleo en futuros estudios paleopalínológicos con el objeto de dar a conocer una hipótesis preliminar sobre las relaciones históricas entre secciones y/o formaciones.

10. DISCUSIÓN

10.1 Re-asignación cronoestratigráfica de la Formación Cuayuca

Tomando como base los reportes palinológicos que se tienen en diferentes paleocuenas Terciarias de México, Estados Unidos, Sudamérica y Europa se logró precisar los alcances cronoestratigráficos de taxa índices para la Fm. Cuayuca.

Se registraron un total de 19 taxa de interés cronoestratigráfico, nueve de ellos a nivel de género y diez a nivel de especie: *Aglaoreidia pristina*, *Armeria*, *Bombacacidites*, *Cicatricosisporites dorogensis*, *Corsinipollenites*, *Ephedripites claricristatus*, *Eucommia*, *Favitricolporites*, *Intratroporopollenites*, *Lymingtonia*, *Magnaperiporites*, *Malvacipollis espinulosa*, *Margocolporites vanwijhei*, *Momipites coryloides*, *Momipites tenuipolus*, *Mutisiapollis* sp., *Polyadopollenites* aff. *pflugii*, *Psilatricolporites operculatus* y *Thomsonipollis sabinetownensis* (figura 22). Para cada uno de ellos se citan las formaciones y edades respectivas en los apartados: descripciones sistemáticas (8.1) y paleogeografía de los taxa de interés palinoestratigráfico (10.2).

Estos palinomorfos son quizá los más valiosos estratigráficamente, ya que permiten establecer la edad de la Fm. Cuayuca. De los taxa arriba mencionados, ocho tienen cortos rangos estratigráficos: *Aglaoreidia pristina*, *Favitricolporites*, *Intratroporopollenites*, *Lymingtonia*, *Margocolporites vanwijhei*, *Mutisiapollis*, *Polyadopollenites* aff. *pflugii* y *Psilatricolporites operculatus*. Entre ellos, *Margocolporites vanwijhei* y *Mutisiapollis spinulosa* se proponen con alcances más antiguos para el sur de México, desde el Eoceno tardío hasta el Oligoceno temprano, con lo cual se amplía su rango cronoestratigráfico con líneas punteadas, basado en el análisis bioestratigráfico general de los taxa índices (fig. 22).

Por otro lado, once elementos presentan rangos estratigráficos más amplios: *Armeria*, *Bombacacidites*, *Cicatricosisporites dorogensis*, *Corsinipollenites*, *Ephedripites claricristatus*, *Eucommia*, *Magnaperiporites*, *Malvacipollis espinulosa*, *Momipites coryloides*, *Momipites tenuipolus* y *Thomsonipollis sabinetownensis*. Dos de ellos (*Momipites tenuipolus* y *Thomsonipollis sabinetownensis*) se proponen con un rango cronoestratigráfico más amplio para México, hasta el Oligoceno temprano, como se muestra con línea punteada (fig.22).

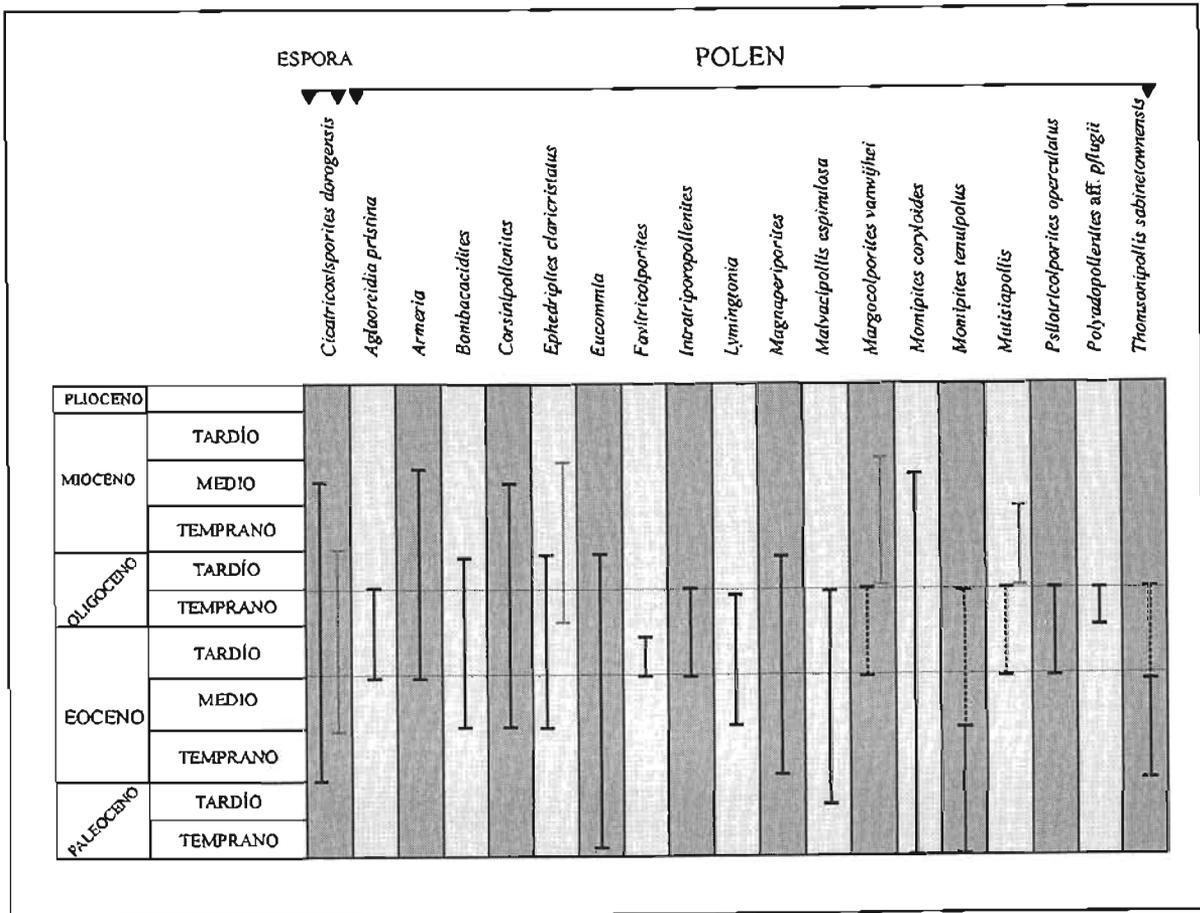


Figura 22. Alcances cronoestratigráfico de taxa índices registrados en la Formación Cuayuca. Las líneas negras indican los alcances de acuerdo a los registros previos, las líneas punteadas indican registros exclusivos de la Fm. Cuayuca y las líneas azules indican los alcances para Sudamérica.

Elementos índices para el norte de Sudamérica los cuales definen biozonas son *Cicatricosisporites dorogensis*, *Magnaperiporites spinosus* y *Psilatricolporites operculatus* (Muller *et al.*, 1987). En el este de Venezuela *Cicatricosisporites dorogensis* se ha registrado desde el Eoceno temprano hasta el Oligoceno. Adicionalmente, *C. dorogensis* es un elemento clave para reconocer el límite superior del Oligoceno (Helenes y Cabrera, 2003; Muller *et al.*, 1987; Rull, 2003). Una característica adicional que cabe señalar es la co-ocurrencia de *C. dorogensis* y *Magnaperiporites spinosus* (Muller *et al.*, 1987). En México se registra *C. dorogensis* y además se tiene un registro de *Magnaperiporites* pero el ejemplar es de menores dimensiones que la especie tipo *M. spinosus* por lo que probablemente podría constituir una nueva morfoespecie para el Eoceno tardío – Oligoceno temprano. Otro elemento índice es *Psilatricolporites operculatus* el cual, si bien por si solo no define una

zona, si es considerado dentro de los elementos adicionales que definen la base el Eoceno medio del norte de Sudamérica (Muller *et al.*, 1987).

Considerando todos los elementos en su conjunto, se propone una re-asignación cronoestratigráfica para la Formación Cuayuca con un intervalo de edad del Eoceno superior al Oligoceno inferior, por lo que es probable que pueda pertenecer al Grupo Balsas (fig. 23). Los resultados presentados en esta investigación deberán irse complementando y afinando con estudios posteriores de otras paleocuevas Terciarias, con la finalidad de definir biozonas y bioeventos específicos para el Paleógeno y Neógeno de México.

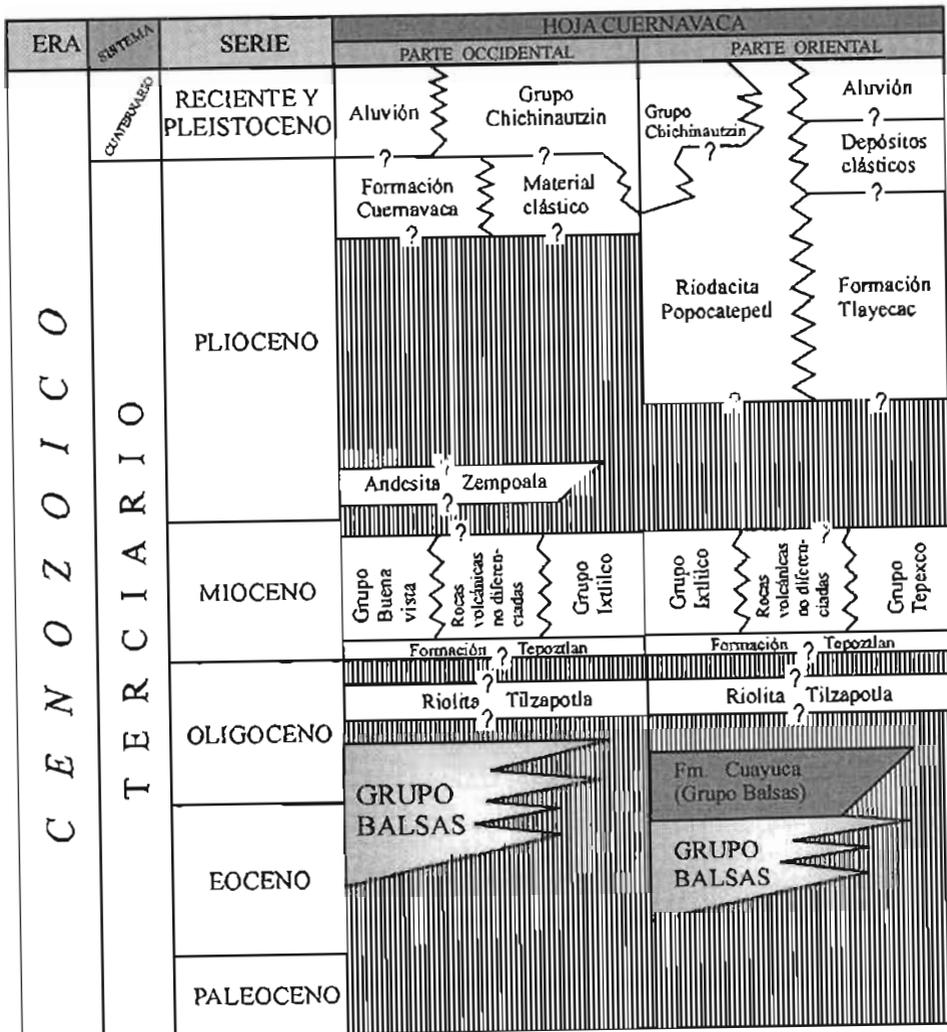


Figura 23. Re-asignaci3n cronoestratigr3fica de la Formaci3n Cuayuca

10.2 Paleogeografía de taxa de interés cronoestratigráfico

Con base en los registros previos de taxa de interés cronoestratigráfico, se da una síntesis de la distribución geográfica a través del tiempo geológico, en donde se incluyen los nuevos registros del presente estudio sobre la Fm. Cuayuca.

Cicatricosisporites (Schizaeaceae)

Con base en el registro fósil de macrorestos y esporas, Dettmann y Clifford (1992), realizan una síntesis biogeográfica del género *Anemia*. Los primeros registros se tienen durante el Jurásico medio, al norte de Gondwana. Para el Cretácico temprano y tardío, *Anemia* alcanza su máxima distribución en Gondwana y Laurasia, donde también se diversifica, de hecho se postula que crecía bajo influencias de clima tropical (Vakhrameev, 1978). Es durante el Terciario cuando se registra un cambio en su distribución, las áreas se contraen notablemente. Durante el Paleógeno *Anemia* se limita al norte y sur de Norte América, en altas latitudes de Europa y Asia, en el norte de Africa y en la India. Para el Neógeno las áreas se contraen aún más, principalmente en América donde ocupan áreas tropicales Dettmann y Clifford (1992).

En general se cree que en el pasado *Anemia* ocupó hábitats muy similares a los actuales, puede encontrarse en zonas cálidas y tropicales húmedas así como en subtropicales (Dettmann y Playford, 1968). En la actualidad existen alrededor de 75 especies viviendo en los trópicos de América (Mabberley, 1987).

Aglaoreidia pristina (Restionaceae)

Con los registros de polen fósil que se tienen hasta ahora, se sabe que del Eoceno tardío al Oligoceno temprano se distribuía en Europa, específicamente al sur de Inglaterra (Fowler, 1971) y en algunas regiones de Norte América (en Estados Unidos y México), ya que se tienen registros en los estratos de Mississippi y Alabama (Frederiksen, 1980a) y en el sur de México, en el estado de Puebla (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999; Ramírez-Arriaga y Martínez-Hernández, 2002).

En la familia Restionaceae existen actualmente 400 especies correspondientes a 38 géneros en el hemisferio sur; en Australia y África (Mabberley, 1987).

Armeria (Plumbaginaceae)

Es difícil reconstruir la distribución geográfica de *Armeria* durante el Terciario ya que se cuenta con pocos registros.

De acuerdo a los registros más antiguos, durante el Eoceno medio-Oligoceno temprano, *Armeria* se distribuía en España (Cavagneto y Anadón, 1996), así como en la parte central sur de México (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999; Ramírez-Arriaga y Martínez-Hernández, 2002). Para el Mioceno se distribuía en España (Van Campo, 1976 *in* Muller, 1981) y en Norteamérica, en Santa María, California (Srivastava, 1984).

Actualmente existen 80 especies viviendo en ambiente templado, en los Andes (Mabberley, 1987), al sur de los Alpes en Europa, y algunos taxa crecen en zonas costeras.

Bombacacidites (Bombacaceae)

De acuerdo con la hipótesis de Wolfe (1975) el origen de la familia Bombacaceae es en el este de Norte América; el registro más antiguo con el que se cuenta corresponde al Campaniano y Maastrichtiano de New Jersey (Wolfe, 1975, 1976 *In*: Krutzsch, 1989) y de ahí migró más tarde a los trópicos ecuatoriales (Krutzsch, 1989). Su área de distribución se amplió primero en Sudamérica y luego hacia África.

A finales del Cretácico, principios del Terciario existió una gran expansión, la cual está documentada con hallazgos en el Norte del cinturón de Tethys en E.U. y luego en Europa (Drug, 1967 *In*: Krutzsch, 1989; Krutzsch 1957, 1970 *In*: Krutzsch, 1989). Asimismo, *Bombacacidites* migró a Sudamérica vía un conjunto de islas volcánicas (en el Paleoceno) y de aquí hacia África. La expansión continuó de Sudamérica a Australia (en el Eoceno temprano) y Nueva Zelanda (Oligoceno-Mioceno) vía el Antártico. Sin embargo del Oligoceno al Mioceno medio, *Bombacacidites* se retrajo del cinturón de Tethys hacia el este y sureste llegando hasta la India (Oligoceno) y de ahí se expandió rápidamente en el sureste de Asia, donde se presentó un centro de evolución secundario, el cual se expandió en el Plioceno-Pleistoceno hacia Nueva Guinea y el Norte de Australia (Krutzsch, 1989).

En la familia de las Bombacaceae existen actualmente 45 géneros y 250 especies distribuidos en los trópicos de América, África e Indomalasia (Mabberley, 1987; Krutzsch, 1989).

***Corsinipollenites* (Onagraceae)**

En el Paleoceno se tiene documentado *Corsinipollenites* en Asia central (Krutzsch, 1970a). Para el Eoceno temprano se registra en Europa (Krutzsch y Vanhoorne, 1977) y en África (Nigeria) se reporta hasta el Eoceno tardío (Chêne *et al.* 1978 *in* Muller, 1981). En Norte América se registra en el Eoceno y Oligoceno (Frederiksen *et al.*, 1983). Del Eoceno tardío hasta el Mioceno se tiene documentado en México (Biaggi, 1978; Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999; Palacios y Rzedowski, 1993; Ramírez-Arriaga y Martínez-Hernández, 2002).

Dentro de las Onagraceae existen actualmente alrededor de 24 géneros y 650 especies cosmopolitas (Mabberley, 1987). Aunque la mayoría de los taxa fósiles son asignables al género *Ludwigia*, otras podrían pertenecer a *Circada*, *Hauya* y *Jussiaea*.

***Ephedra* (Ephedraceae)**

Los granos de polen de efedráceas se han registrado de manera abundante y diversa a partir del Cretácico. Para el Terciario se encuentran ampliamente distribuidos en Laurasia y Gondwana, sin embargo nunca llegan a ser abundantes ni tan diversos como lo fueron en el Cretácico (Frederiksen, 1985).

En la actualidad existen alrededor de 40 especies en clima caliente y seco en América, Europa, China, Afganistán y norte de África (Mabberley, 1987; Steeves y Barghoom, 1959).

***Eucommia* (Eucommiaceae)**

Los primeros registros que se tienen de polen de *Eucommia* son del Paleoceno temprano en la parte central de Europa (Krutzsch, 1970b). En Norte América se tiene bien documentado los registros palinológicos desde el Eoceno temprano hasta el Oligoceno, en la parte central de E.U. y en el Eoceno tardío-Oligoceno temprano en el sur de México (Leopold y MacGinitie, 1972; Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999; Ramírez-

Arriaga y Martínez-Hernández, 2002). Aunque existen registros previos de macrorestos (frutos) de *Eucommia*, del Paleoceno (Brown, 1962). *Eucommia* representa un elemento boreal que probablemente tenía un rango continuo de distribución en Norte América durante el Paleógeno. Finalmente, desaparece en el Neógeno, registrándose sus últimas ocurrencias en el Mioceno temprano (Becker, 1969; 1972).

Actualmente existe una sola especie (*E. ulmoides*) viviendo como relictos en la parte occidental y central de China (Mabberley 1987; Magallón-Puebla *et al.*, 1994a), además es un indicador de clima templado-caliente (Leopold y Clay-Poole, 1992).

***Favitricolporites* (Cyatheaceae)**

El primer registro se tiene para Norteamérica en el Paleoceno del Grupo Wilcox en Alabama (Srivastava, 1978), en el Eoceno medio de San Diego California (Frederiksen *et al.*, 1983). Posteriormente, en el Eoceno tardío-Oligoceno temprano en la Formación Cuayuca se tienen nuevos registros de *Favitricolporites* semejantes a la especie californiana.

El género con el que se relaciona en el presente trabajo es *Aeschynomene*. Hardin (1957 *In*: Turner *et al.*, 1995) postuló que el género se originó en Centro y Sudamérica y luego migró hacia el norte en donde quedó restringido a la costa pacífica de California y Baja California (Turner *et al.*, 1995).

En la actualidad existen 150 especies de *Aeschynomene* viviendo en zonas tropicales y calientes (Mabberley, 1987).

***Intratiporopollenites* (Tiliaceae)**

Los registros más antiguos se tienen para el Paleoceno de Europa (Krutzsch, 1970a, 1970c; Mai, 1961 *in* Muller, 1981) y de Norteamérica, específicamente en E.U. (Frederiksen, 1979) y en Canadá (Rouse *et al.*, 1971). En Europa los taxa paleógenos se registran hasta el Oligoceno temprano (Muller, 1981).

Mientras que en E.U. se tienen registros para en el Eoceno medio y tardío (Elsik y Dilcher, 1974; Leopold, 1974; Tschudy y van Loenen 1970), así como en el Eoceno medio – Oligoceno temprano (Frederiksen, 1980; 1983). En México se tienen registros en el Eoceno

tardío – Oligoceno temprano en la Fm. Cuayuca, en el Oligo-Mioceno (Biaggi, 1978) y Mioceno (Palacios y Rzedowski, 1993).

El género *Tilia* se encuentra ampliamente distribuido en el hemisferio norte, bajo condiciones templadas (Mabberley, 1987).

***Lymingtonia* (Nyctaginaceae)**

En el Eoceno temprano se tiene reportado para Europa (Muller, 1981), así como para el Eoceno medio (Gruas-Cavagnetto, 1976). Del Eoceno medio al Eoceno tardío se tiene registrado en el sureste de E.U. (Frederiksen, 1980a). Para el Eoceno tardío – Oligoceno temprano se registra al sur de Norteamérica, en México (Ramírez-Arriaga, en este trabajo) y en el Oligoceno se presenta en Nueva Zelanda (Mildenhall, 1980).

En la familia Nyctaginaceae existen alrededor de 34 géneros y 350 especies en regiones tropicales y zonas calientes (Mabberley, 1987).

***Magnaperiporites* (Nyctaginaceae)**

En el Eoceno temprano se registra al norte de Sudamérica, en Venezuela (González-Guzmán, 1967). En el Eoceno tardío-Oligoceno temprano se encuentra al sur de Norte América, en México (Ramírez-Arriaga, en este trabajo). Para el Oligoceno se tiene documentado nuevamente en Sudamérica, en Brasil (Pares-Regali *et al.*, 1974 *in* Muller, 1981) y en Camerún (Salard-Cheboldaeff, 1975; 1979).

Los taxa de las Nyctaginaceae actuales se precisan arriba, pero de acuerdo con Salard-Cheboldaeff (1975) este morfogénero es afín con *Commicarpus*.

***Malvacipollis spinulosa* (Malvaceae)**

El registro más antiguo se tiene para el Paleoceno tardío en California (Gaponoff, 1984) y de acuerdo a los trabajos palinológicos sus registros continúan en E.U. hasta el Oligoceno temprano. Al sur de México, se registra en el Eoceno tardío - Oligoceno temprano (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999; Ramírez-Arriaga y Martínez-Hernández,

2002). En Sudamérica se registra *M. subtilis* en el Mioceno medio de Argentina (Barreda *et al.*, 1998).

La familia Malvaceae cuenta con 116 géneros y alrededor de 1550 especies cosmopolitas (Mabberley, 1987).

***Margocolporites vanwijhei* (Caesalpiniaceae)**

El registro más antiguo se tienen para *Margocolporites complexus* del Eoceno temprano de la India (Baksi, 1962 *in* Muller, 1981; Sah, 1974).

Desde del Eoceno se registran restos paleobotánicos de Caesalpiniaceae en Norte América y Europa (Herendeen y Crane, 1992). En el Eoceno medio se registra en Venezuela (Muller, 1981) y en Brasil (Pares-Regali *et al.*, 1974a y b *In*: Muller, 1981). En Argentina se tienen reportes desde el Oligoceno tardío hasta el Mioceno (Barreda, 1997c; Barreda *et al.*, 1998; Ottone *et al.*, 1998).

Dentro del género *Caesalpinia* existen alrededor de 100 especies tropicales (Mabberley, 1987).

***Momipites* (Juglandaceae)**

Es un género que ha mostrado una gran diversidad durante el Terciario en Norte América (Leopold y MacGinitie, 1972) y Europa (Nichols, 1973). Los registros más antiguos se tienen en el Maestrichtiano de la costa Golfo y en el oeste interior de E.U. (Muller, 1981; Newman, 1965). Además se cuenta con numerosos registros desde el Paleoceno hasta el Mioceno (Elsik y Dilcher, 1974; Frederiksen, 1980a, 1980b, 1984; Tschudy y Van Loenen, 1970; Tschusy, 1973; Van Pelt *et al.*, 2000).

Algunos géneros fósiles de *Engelhardtia* pudieron haber vivido con lluvias durante todo el año, en contraste, algunos taxa de E.U. relacionados con formas modernas probablemente vivieron bajo un clima tropical seco con veranos lluviosos (Leopold y MacGinitie, 1972).

Desde el Eoceno tardío y hasta el Plioceno se tiene bien documentado para México (Graham, 1975; Biaggi, 1978; Langenheim *et al.*, 1967; Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999; Palacios y Rzedowski, 1993; Ramírez-Arriaga, en este trabajo).

En Centroamérica se ha registrado desde el Eoceno hasta el Plioceno (Graham, 1985; 1988 a, b ; 1989; 1990b; Graham y Jarzen, 1969).

Momipites está relacionado con los géneros actuales *Engelhardtia*, *Alfaroa* y *Oreomunnea* los cuales se encuentran en tierras altas de México y Centro América, requieren constante humedad, un clima caliente, lluvias en verano e inviernos calientes y secos (Leopold y MacGinitie, 1972). Por otro lado, en Asia existen cinco especies de *Engelhardtia* (Mabberley, 1987).

***Mutisiapollis* (Compositae)**

Formas que asemejan al complejo *Mutisiapollis* son registradas en el Eoceno de E.U. (Frederiksen, 1989). Para el Eoceno tardío – Oligoceno temprano se registra en México (Ramírez-Arriaga, en este trabajo). Luego, en el Oligoceno tardío – Mioceno se registra para Sudamérica (Barreda, 1993; Barreda, 1997b). Finalmente en el Mioceno se tiene reportado para Centroamérica (Graham, 1990a).

El género actual *Mutisia* cuenta actualmente con 59 especies en Sudamérica, con algunos taxa endémicos de Chile y Argentina (Mabberley, 1987; Ruiz, 1972).

***Polyadopollenites aff. pflugii* (Mimosaceae)**

De acuerdo a las frecuencias de poliadas Mimosáceas registradas en el Terciario, se han propuesto dos períodos de gran extensión para los géneros *Acacia* y *Albizia*.

El primer período comprende el límite Eoceno-Oligoceno (hace 35 millones de años) documentado con la presencia de dichos géneros en la cuenca Rhénan, España (Schuler, 1988: *in* Cavagnetto y Guinet, 1994). En la región caribeña se registra *Acacia farnesiana* en el Oligoceno de Puerto Rico (Graham y Jarzen, 1969). En México, en el Eoceno tardío-Oligoceno temprano se registra *Acacia* en la Fm. Pie de Vaca y ahora también se tiene documentado para la Fm. Cuayuca (Ramírez-Arriaga y Martínez-Hernández, 2002).

En el Eoceno medio de África, se ha observado *Albizia* (Guinet *et al.*, 1987: in Cavagnetto y Guinet, 1994) y *Acacia* subgénero *Aculeiferum* en el Eoceno tardío (Salard-Cheboldaeff, 1978).

Un segundo período de gran extensión de *Acacia* y *Albizia* se tiene documentado en el Mioceno temprano. Durante este período *Acacia* se extiende de Brasil a la Patagonia, y de España a Australia. Se cree que la península ibérica jugó un papel importante en el intercambio florístico entre Europa y África. Cabe hacer notar, que en esta época geológica, el subgénero *Aculeiferum* ocupó un área muy vasta (Cavagnetto y Guinet, 1994). Con base en las evidencias fósiles, se deduce que *Acacia* y *Albizia* tenían una extensión geográfica considerable entre los 35 y 16 millones de años (Polhill *et al.*, 1981; Raven & Polhill, 1981). En la región australiana ocurre hasta el Mioceno medio (Martin, 1978).

En la actualidad el género *Acacia* cuenta con 1200 especies tropicales, mientras que el género *Albizia* tiene 150 especies en el viejo mundo, México y Sudamérica (Mabberley, 1987).

***Psilatricolporites operculatus* (Euphorbiaceae)**

El registro más antiguo se tiene para Sudamérica, en el Eoceno medio de Venezuela (Muller, 1981). En el Eoceno tardío se presenta en Brazil (Regali *et al.*, 1974a, 1974b). Posteriormente se registra desde el Oligoceno tardío hasta el Mioceno en Argentina (Barreda y Palamarczuk, 2000a; Rull, 2001, 2003).

En Norte América se tiene registrado para el Eoceno tardío-Oligoceno temprano, en México (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999; Ramírez-Arriaga y Martínez-Hernández, 2002). Mientras que en Centroamérica se tiene documentado desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno (Bartlett y Barghoorn, 1973; Gonzalez-Guzman, 1967; Graham, 1976, 1987, 1990b; Graham y Jarzen, 1969; Tsukada y Deevey, 1967 in Graham, 1987).

El género *Alchornea* con el cual se le relaciona cuenta con 50 especies tropicales (Mabberley, 1987).

10.3 Paleocomunidades vegetales

En este apartado se propone de manera general las paleocomunidades terciarias presentes en la parte meridional de México. A fin de tratar de inferir los tipos de paleocomunidades, solo se tomarán en consideración aquellos fósiles que cuentan con representantes actuales (cuadro 5) y apoyándose en el conocimiento de sus requerimientos ecológicos, se hacen inferencias paleoclimáticas y paleoflorísticas. Sin embargo, el análisis de las paleocomunidades se vuelve complejo ya que las tolerancias climáticas de algunos taxa han cambiado a través del tiempo geológico y de hecho, comunidades vegetales que no observamos hoy en día, se desarrollaron durante el Paleógeno (Dilcher, 1973). Por esta razón, las propuestas que se elaboren sobre el paleoclima y las paleocomunidades son estimaciones aproximadas y se irán afinando en la medida en que más paleocuevas terciarias se estudien en México y se correlacionen entre sí.

En este sentido, tomando en cuenta la presencia y abundancia de palinomorfos con representantes actuales, se propone de manera hipotética la paleovegetación que existía local y regionalmente, pues algunos taxa fósiles podrían provenir de más de un tipo de paleocomunidad vegetal en las áreas aledañas a la cuenca donde se depositó la Fm. Cuayuca.

En los conjuntos paleopalínológicos de la Fm. Cuayuca se encuentra representada una gran diversidad de palinomorfos que podrían representar numerosas paleocomunidades vegetales, desde comunidades templadas hasta tropicales, semiáridas y áridas.

Un género que llegó a ser abundante es *Pinuspollenites*. En las secciones de la localidad de Cuayuca, sus porcentajes fluctuaron en el intervalo 43.6 - 55.4 (figs. 10b, 11b), mientras que en Izúcar de Matamoros se registró un 27.4 % (fig.16b). Tomando en cuenta algunos trabajos de lluvia de polen actual en bosque de encino-pino y bosque de pino, se ha observado la dominancia de *Pinus* (55%), y en segundo lugar de representatividad en los conjuntos palínológicos se presenta *Quercus*, con 25% (Ortega-Rosas, 2003). La dominancia de *Pinus* y *Quercus* en la lluvia polínica de zonas altas templadas está bien documentada (Jacobs, 1982; Ortiz-Acosta, 2003). En el caso de los registros fósiles de la Fm. Cuayuca es notoria la reducida presencia de *Quercus*. Dados los porcentajes de abundancia, se sugiere que el polen de *Pinuspollenites* haya sido de origen alóctono, gracias a su gran producción y

fácil dispersión se tiene buena representatividad en los sedimentos de la Fm. Cuayuca. Lo anterior sugiere el desarrollo de *pinares* (Miranda y Hernández-X., 1963) ó *bosque de Pinus* (Rzedowski, 1978), en las serranías próximas al sitio de depósito de la Fm. Cuayuca. Actualmente se conoce que los *pinares* pueden prosperar desde nivel del mar hasta más de los 4,000 msnm (Gómez-Pompa, 1973; Miranda y Hernández-X., 1963; Pennington y Sarukhán, 1998), e inclusive en diferentes tipos de climas, como semiárido, semihúmedo y húmedo, solo que bajo condiciones edáficas particulares (Miranda y Hernández-X., 1963; Pennington y Sarukhán, 1998; Rzedowski, 1978).

Otro elemento que se encontró bien representado en los conjuntos recuperados fue *Momipites*, con tres taxa (*M. coryloides*, *M. microcoryphaeus* y *M. tenuipolus*) y cuya relación filogenético más cercana es con el género *Engelhardtia*. Los registros de *Momipites* (fig. 15b: 8.1%; fig. 10b: 10.5%; fig. 16b: 16.7%), sugieren el desarrollo de *bosque mesófilo de montaña* (Miranda, 1947; Rzedowski, 1978), dominando el paisaje de cañadas o laderas, con un alto grado de humedad. La mayoría de las esporas registradas en la Formación Cuayuca pueden provenir de este tipo de comunidad, como es el caso de las Cyatheaceae (Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995), las cuales están representadas por *Deltoidospora*: 4.2-11.1% (figs. 11b, 15b, 16b). Esporas registradas con baja frecuencia fueron las de *Lycopodium*, *Polypodium*, *Pteris*, Pteridofitas, Polypodiaceae y *Selaginella*, las cuales probablemente también se desarrollaban en ese tipo de hábitat (Luna *et al.*, 1988; Luna-Vega *et al.*, 1989; Mayorga *et al.*, 1998; Meave *et al.*, 1992; Alcántara y Luna, 1997). Géneros que también llegan a presentarse como dominantes en el estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña son *Alchornea* (Luna *et al.*, 1988; Luna *et al.*, 1994), *Alnus* (Alcántara y Luna, 1997; Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995; Luna *et al.*, 1988; Luna *et al.*, 1994; Luna-Vega *et al.*, 1989; Mayorga *et al.*, 1998; Rzedowski, 1996), *Rhamnus* (Luna *et al.*, 1994; Luna-Vega *et al.*, 1989; Alcántara y Luna, 1997) y *Ulmus* (Alcántara y Luna, 1997; Campos-Villanueva y Villaseñor, 1995), mismos que fueron recuperados escasamente de los conjuntos palinológicos. Estudios sobre la lluvia de polen actual en bosques de *Engelhardtia* (*Oreomunnea*) *mexicana*, registran a dicha especie con porcentajes que variaron de 22.6 a 55.2%, mientras que esporas de Cyatheaceae se registraron con un 2.16%, pteridofitas con 1.9% y *Selaginella* con 0.07% (Rzedowski y Palacios, 1977); los autores proponen que *Engelhardtia* pudo haber estado mejor distribuida durante el Terciario. Comparando los

porcentajes de la lluvia de polen con aquellos registrados para la Fm. Cuayuca se apoya la existencia de un bosque mesófilo de montaña en donde el elemento dominante fue *Engelhardtia* y se sugiere que estas comunidades crecían alejadas de la cuenca de depósito. El *bosque mesófilo de montaña*, actualmente se desarrolla entre los 600 hasta 3200 m de altitud, en laderas con fuerte pendiente, en donde la precipitación media anual es de 1500 a 3000 mm y la temperatura media anual varía de 12 a 23°C (Rzedowski y Palacios, 1977). El clima donde prospera preferentemente es Cf, aunque también puede encontrarse en climas Af, Am, Aw y Cw (Köppen, 1948). Este bosque presenta diferentes asociaciones en donde las especies dominantes varían de un lugar a otro (Luna *et al.*, 1988, 1989, 1994; Othón-Alcántara y Luna, 1997; Rzedowski, 1996).

Los géneros *Alnus*, *Platanus*, *Salix*, *Taxodium* y *Ficus*, escasamente representados en los conjuntos palinológicos pudieron haber formado parte de *bosques de galería*, los cuales probablemente se encontraban a lo largo de arroyos. Actualmente, los bosques de galería crecen cerca de corrientes de agua permanentes y a altitudes que varían de los 0 a los 2800 m (Rzedowski, 1978).

Por otro lado, existen algunos elementos que nunca fueron abundantes, como *Alchornea* (fig. 11a y b; fig. 15a y b) y *Bursera* (fig. 10b: 3.4%; fig. 11b: 2-5%), sin embargo son géneros que llegan a ser dominantes en la *selva alta perennifolia* (Miranda y Hernández-X., 1963; Pennington y Sarukhán, 1998) ó *bosque tropical perennifolio* (Rzedowski, 1978). Conjuntamente se observó *Foveotriletes*, espora de helecho arborescente, la cual se le asocia con los géneros *Sphaeropteris/ Trichipteris* que actualmente crecen en este tipo de comunidad vegetal (Graham, 1979). Estudios sobre lluvia polínica actual en el bosque tropical perennifolio presentan dificultades, ya que la mayoría de las especies son entomófilas, por lo que la producción de polen es baja. La escasez de corrientes de aire impide la dispersión del mismo, mientras que la acción microbiana a nivel del suelo interviene en la descomposición de la exina, dificultando la preservación de los palinomorfos (Palacios, 1985). Cuando se analizó la lluvia de polen actual del bosque tropical perennifolio de *Terminalia amazonica*, se observó que este elemento dominante en dicha comunidad vegetal, nunca llega a estar bien representado en el registro polínico, encontrándose solo en 1.3% y en el caso del bosque tropical perennifolio de *Brosimum alicastrum*, éste llegó a

registrarse con 8.45% (Palacios, 1985). Debido a que los taxones que podrían representar este tipo de comunidad en las zonas de estudio tienen escasa representatividad en los conjuntos palinológicos registrados, se sugiere que el bosque tropical perennifolio pudo haberse desarrollado en regiones alejadas del área de depósito. En la actualidad, el *bosque tropical perennifolio* se desarrolla entre los 0 y los 1500 msnm, con una precipitación media anual de 1500 a 3000 mm y una temperatura media anual inferior a 20°C. El clima característico es Am, aunque también se desarrolla en climas Af, Cw y Aw (Rzedowski, 1978).

Otros taxa con baja frecuencia en los conjuntos de la Fm. Cuayuca, podrían representar *bosque tropical subcaducifolio* (Rzedowski, 1978) o *selva alta o mediana subcaducifolia* (Miranda y Hernández-X., 1963; Pennington y Sarukhán, 1998). Entre ellos se encuentran *Bursera* (*Rugulitriporites*), *Ficus* y Moraceae (*i.e. Brosimum*). Este tipo de vegetación crece entre los 0 y 1300 msnm. La temperatura media anual es 20°C, la precipitación promedio anual es de 1000 a 1600 mm y el clima característico donde se desarrolla es Aw, Am, así como Cw (Rzedowski, 1978). Alternativa o adicionalmente, es factible que éstos y otros palinomorfos procedieran del *bosque tropical caducifolio* (Rzedowski, 1978; Puig, 1991), o *selva baja caducifolia* (Miranda y Hernández-X., 1963), la cual quizá se encontraba regionalmente. Taxa característicos de este tipo de vegetación son *Bursera* y varios géneros de Leguminosae (*i.e. Cercidium, Prosopis, Pithecellobium, Cassia, Lysiloma, Lonchocarpus*). Dentro de este tipo de comunidad se encuentran los *cuajiotales*, constituidos de manera dominante por *Bursera* (Miranda y Hernández-X., 1963). Cabe mencionar que en los conjuntos palinológicos se presentó *Bursera* cuya forma-género es *Rugulitriporites* (fig. 10b: 3.4%; fig. 11b: 2-5%) y una gran variedad de leguminosas, sin embargo nunca fueron elementos abundantes. En lluvia de polen actual de la selva baja caducifolia se ha observado la dominancia de *Bursera* y Asteraceae, ambos con representatividad superior al 20% (Ortega-Rosas, 2003). La selva baja caducifolia se desarrolla actualmente entre los 0 y 1900 msnm, con una temperatura media anual del orden de 20 a 29°C, precipitación media anual entre 300 y 1200mm y el clima donde crece esta formación vegetal es Aw, así como BS y Cw (Rzedowski, 1978).

Entre los elementos recuperados, algunos podrían provenir del *bosque espinoso* (Rzedowski, 1978) ó *selva baja espinosa* (Miranda y Hernández-X., 1963; Pennington y

Sarukhán, 1998) como es el caso de *Bursera* y Leguminosae (*Acacia*, *Caesalpinia*, *Cercidium*, *Prosopis*). En los registros palinológicos se tienen con bajas frecuencias *Margocolporites* (*Caesalpinia*), *Polyadopollenites* aff. *pflugii* (*Acacia*), *Rugulitripolites* (*Bursera*) y una gran diversidad de leguminosas, plantas que probablemente crecían localmente. El bosque espinoso se desarrolla actualmente entre los 0 y 2200 msnm, las temperaturas medias anuales varían de 17 a 29°C, la precipitación media anual se encuentra en el intervalo 350 – 1200 mm, desarrollándose en climas Aw, Bs, Bw y Cw (Rzedowski, 1978).

Algunos elementos alóctonos como *Croton*, *Juniperus*, *Linum*, al igual que *Acacia*, *Mimosa* y *Quercus*, pudieron provenir del *chaparral* (Miranda y Hernández-X., 1963) ó del *mexical* (Valiente-Banuet *et al.*, 1998) cuyo rango altitudinal actualmente oscila entre los 1700 y 2800 msnm (Valiente-Banuet, *et al.*, 1998). El clima bajo el cual prospera es semiárido con lluvias en verano e inviernos secos, la precipitación media anual es de 400 mm (Lloret *et al.*, 1999; Valiente-Banuet *et al.*, 1998).

Otros géneros registrados en los conjuntos palinológicos probablemente fueron procedentes del *matorral xerófilo* (Rzedowski, 1978) o *matorral espinoso* (Miranda y Hernández-X., 1963), como son *Graminidites*, con representatividad del 3.6 al 13.2% (figs. 15b, 16b, fig.11b), *Tubulifloridites* (Compositae) con 6.8% (fig.15b) y *Ephedra* con 2.9% a 13%. En este tipo de comunidad también son comunes varios géneros de leguminosas, entre ellos *Acacia* (*Polyadopollenites* aff. *pflugii*), pobremente representada en los conjuntos. Análisis de lluvia de polen actual en matorral espinoso registra una gran abundancia de Compositae (> 50%), Chenopodiaceae con 15% y Gramineae con 10% (Ortega-Rosas, 2003). En la zona, estos grupos también se encuentran representados: las gramíneas con 3.6 - 13.2%, las compuestas con 6.8% (*Tubulifloridites*) y las Chenopodiaceae con 3.4 - 11.1% (*Chenopodipollis*) (figs. 10b; 15b; 16b). Además, los abundantes *Liliaciadites* podrían representar algunos elementos de estas comunidades como *Yucca* y *Nolina*. El matorral xerófilo prospera en la actualidad entre los 0 y 3000 msnm (Rzedowski, 1978), la temperatura media anual varía de 12 a 26°C, la precipitación media anual es inferior a 700 mm y se desarrolla en climas Bw y Bs (Rzedowski, 1978).

Las gramíneas (3.6 - 13.2%), Compositae (*Tubulifloridites*: 6.8%) y *Chenopodipollis* (3.4 - 11.1%; figs. 10b; 15b; 16b), también podían haber estado constituyendo *pastizales* (Rzedowski, 1978). Estudios en donde se ha examinado la lluvia de polen actual en pastizales destacan las altas frecuencias de Gramineae (10 - 49%), Compositae (3 - 70%) y Chenopodiaceae con 10 a 70% (Leopold y Clay-Poole, 1992). Comparando estos datos con el registro fósil, se refuerza la hipótesis de la existencia de pastizales bordeando el lago donde se depositó la Fm. Cuayuca. Sin embargo, también es factible que las gramíneas provinieran de una vegetación de sabana, la cual actualmente puede desarrollarse entre los 0 y 150 m de altitud (Rzedowski, 1978). Mientras que los pastizales pueden crecer a altitudes entre 1100 y 2500 m, donde la precipitación media anual varía de 300 a 600 mm y el clima característico es Bs ó Bw. Además, algunos pastizales se caracterizan por ser halófilos (Rzedowski, 1978).

Considerando las comunidades descritas previamente, es factible que las comunidades vegetales regionales desarrolladas durante el Eoceno tardío - Oligoceno temprano en el área de Cuayuca hayan sido el bosque de pino, la selva alta perennifolia, bosque mesófilo de montaña, chaparral, selva baja caducifolia, cuajitotal y selva baja espinosa. Mientras que comunidades probablemente locales eran el matorral xerófilo, así como pastizales. En la figura 24 se propone el patrón de distribución de las comunidades vegetales a través de un gradiente paleoaltitudinal con base en el conocimiento actual de la vegetación. Además, se destacan los taxa que se presentaron en los conjuntos palinológicos.

Por otro lado, existen evidencias de la existencia de pastizales con gramíneas, efedras y comunidades de sabana, así como selva baja caducifolia para el Eoceno tardío - Oligoceno temprano en la Fm Pie de Vaca, una paleocuena continental contigua a la Fm. Cuayuca, ubicada en el área de Tepexi de Rodríguez (Puebla), donde a nivel regional se desarrollaban el bosque de pino y bosque mesófilo de montaña (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1993, 1999).

Floras fósiles de matorral xerófilo, pastizal y sabana también han sido registradas en la región central de Estados Unidos, su desarrollo durante el terciario implicó la presencia de estaciones marcadas desde comienzos del Eoceno tardío hasta el Oligoceno (Leopold *et al.*, 1992). Para el Mioceno, la abundancia de fósiles de hierbas y gramíneas sugiere que la sabana se encontraba bien desarrollada (Leopold *et al.*, 1992).

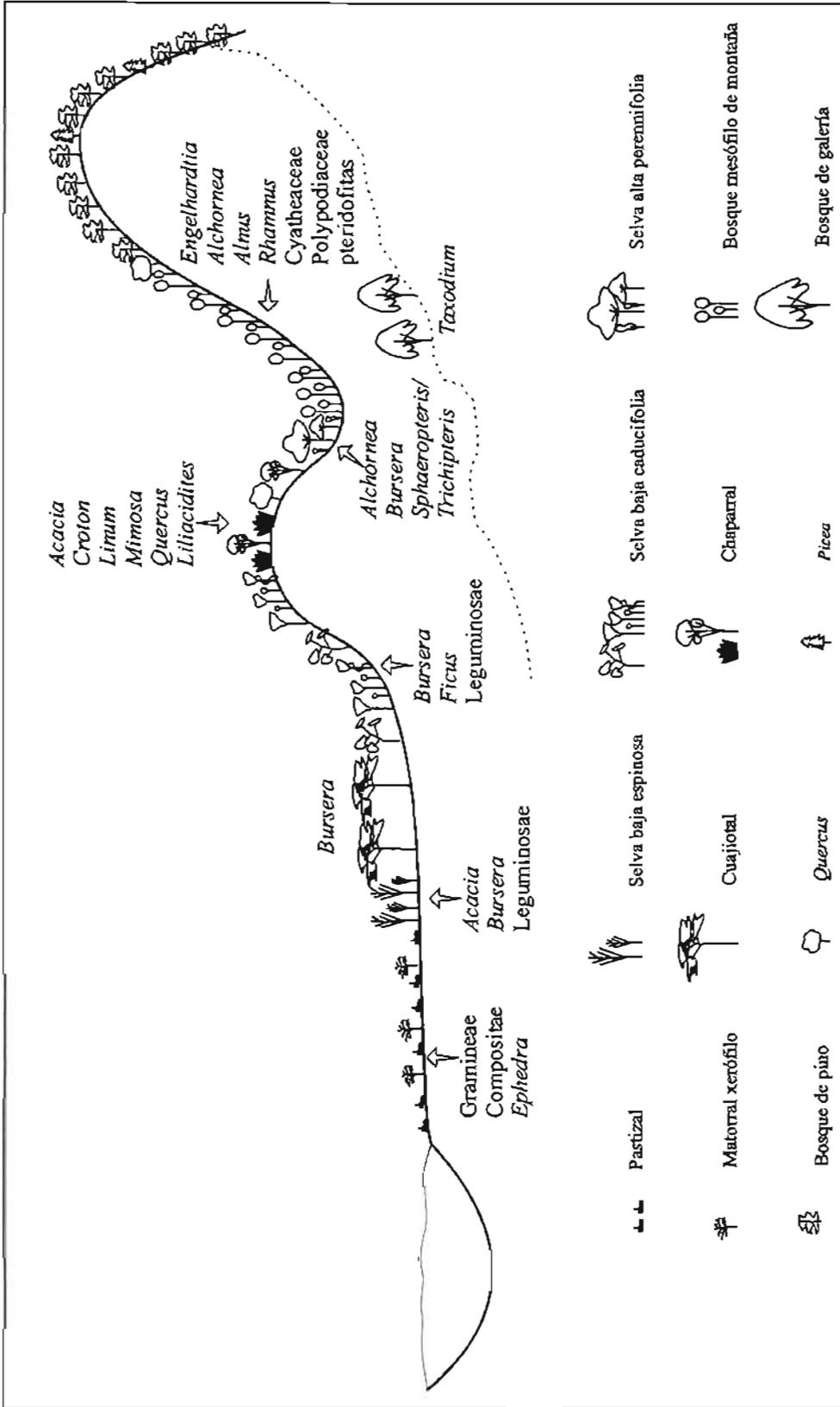


Figura 24. Perfil paleoaltitudinal hipotético de la vegetación local y regional durante el Eoceno tardío-Oligoceno temprano, cuando se depositó la Formación Cuayuca en la parte central-sur de México (la línea punteada representa un río).

10.4 Comparación con la vegetación actual de la cuenca del Balsas

Es necesario analizar si los tipos de vegetación inferidos en la Fm. Cuayuca se encuentran actualmente en la cuenca hidrológica del río Balsas donde se localiza la Fm. Cuayuca. En esta extensión geográfica se ha observado que en laderas con suave pendiente y en terrenos rocosos relativamente secos se desarrolla el *bosque de pino* con zacatonales a 914-2740 m de altitud, no obstante existen pinares a grandes altitudes en zonas templadas entre 3,500 y 4,000 msnm (Miranda, 1947).

En barrancas con favorables condiciones edáficas y de humedad prospera el bosque *mesófilo de montaña* a altitudes que varían de 2,200 a 3,000 m. Sin embargo, *Engelhardtia* no se presenta como un elemento dominante, por lo que es posible que el bosque mesófilo del Paleógeno tuviera una composición florística diferente a la que se conoce actualmente en la cuenca del Balsas (Miranda, 1947).

A lo largo de arroyos, es posible encontrar la asociación *Ficus-Salix-Taxodium*, citada como *bosque de galería* a 200-1800 m de altitud (Miranda, 1947).

La *selva tropical caducifolia* también se presenta en esta región, de hecho Rzedowski y Calderón (1987) proponen que dicha comunidad se encontraba de manera continua desde el Bajío hasta las tierras bajas de la cuenca del Balsas durante el Terciario, ahora es posible corroborarlo gracias a los hallazgos paleopalínológicos de la Fm. Cuayuca. Entre las asociaciones predominantes de esta comunidad se encuentra el *cuajiotal* con distintas especies de *Bursera*, algunas endémicas de esta región. Esta vegetación suele volverse densa y en cerros secos se encuentran además leguminosas espinosas en abundancia como *Acacia bilimekii* y *A. cymbispina* (Miranda, 1947).

En lo que respecta al *matorral espinoso*, asimismo esta presente en la cuenca del Balsas a una altitud de 1300 – 1500 m (Miranda, 1947).

Además, la comunidad de *chaparral*, denominada como *mexical* (Valiente-Baunet, et al., 1998) aún cuando se desarrolla entre los 1700 y 2800 msnm, también se ha observado excepcionalmente a altitudes menores *i.e.* 700 msnm (Valiente-Baunet, comunicación personal).

Una vegetación que asemeja al bosque tropical húmedo es el bosque “*mesófilo de las barrancas*”, que de acuerdo con Miranda (1947) está compuesta por *Brosimum*, entre otros elementos. Otros árboles encontrados con frecuencia en este tipo de asociación son *Ficus*, *Trema*, *Bursera* y *Celtis*.

Con excepción de la selva alta perennifolia, todos los tipos de vegetación sugeridos previamente (fig. 22) se encuentran actualmente en la cuenca del Balsas. No obstante, es muy probable que durante el Eoceno tardío – Oligoceno temprano existieran otras especies.

Hasta aquí se ha podido constatar que gracias al conocimiento del componente palinoflorístico terciario se puede llegar a discutir y comparar las floras fósiles con su contraparte con la vegetación actual.

Cuadro 5. Equivalentes modernos de los registros fósiles. Los análogos modernos corresponden a familias ó géneros.

PALINOMORFOS	
ESPORAS DE PTERIDOPHYTAS Y BRIOFITAS	
TRILETES	AFINIDAD BOTÁNICA
<i>Camarozonosporites</i> Pant ex Potonié 1956	Lycopodiaceae
<i>Cicatricosisporites dorogensis</i> Potonié & Gelletich 1933	<i>Anemia</i>
<i>Deltoidospora</i> (Miner 1935) Potonié 1956	Cyatheaceae
<i>Foveotrilletes</i> van der Hammen 1955 ex Potonié 1956	<i>Sphaeropteris</i> / <i>Trichipteris</i> .
<i>Leptolepidites</i> Couper 1953	Lycopodiaceae/Selaginellaceae
<i>Lusatisporis dettmannae</i> (Drugg) Srivastava 1972	<i>Selaginella</i>
<i>Retitrilletes</i> Pierce emend. Döring, Krutzsch, Mai & Schulz in Krutzsch 1963	<i>Lycopodium</i>
<i>Stereigranisporis</i> aff. <i>granula</i> (Krutzsch & Sontag) Kedves 1982	Bryophyta (<i>Sphagnum</i> ?)
<i>Verrucingulatisporites</i> Hiltmann 1967	<i>Pteris</i>
MONOLETES	
<i>Laevigatosporites</i> Ibrahim 1933	Polypodiaceae
<i>Polypodiisporites</i> Potonié 1931 ex Potonié 1956	Polypodiaceae
GRANOS DE POLEN	
GIMNOSPERMAS	
Complejo <i>Cupressacites</i> Bolkhovitina 1956 / <i>Taxodiaceapollenites</i> Kremp 1949 ex Potonié 195	<i>Cupressus</i> / <i>Taxodium</i> / <i>Juniperus</i>
<i>Ephedripites</i> (<i>Distachyapites</i>) <i>claricristatus</i> (Shakmundes) Krutzsch 1970	<i>Ephedra</i>
<i>Ephedripites</i> aff. <i>krempii</i> Kedves 1997	<i>Ephedra</i>
<i>Ephedripites</i> aff. <i>vlesenensis</i> Krutzsch 1961	<i>Ephedra</i>
<i>Ephedripites</i> Bolchovitina 1953	<i>Ephedra</i>
<i>Pinuspollenites</i> Raatz 1938 ex Potonié 1958 / <i>Piceapollis</i> Krutzsch 1971	<i>Pinus</i> / <i>Picea</i>
<i>Pityosporites</i> Seward 1914	<i>Pinus</i>

Cuadro 5. Continuación

ANGIOSPERMAS	
MONOCOTILEDÓNEAS	
aff. <i>Aglaoreidia</i> Erdtman 1960 emend. Fowler 1971	Restionaceae
<i>Aglaoreidia pristina</i> Fowler 1971	Restionaceae
Tipo <i>Annonaceae</i> Juss.	Annonaceae
<i>Arecipites</i> Wodehouse 1933 emend. Nichols et al. 1973	Palmae
Tipo <i>Commelinaceae</i> R.	Commelinaceae
Tipo <i>Cyperaceae</i> Juss.	Cyperaceae
<i>Graminidites</i> Cookson 1947 ex Potonié 1960	Gramineae
<i>Liliacidites</i> Couper 1953	Liliaceae, Amaryllidaceae, Bromeliaceae
<i>Monocolpopollenites</i> aff. <i>M. texensis</i> Nichols, Ames & Traverse, 1973	Monocotiledónea, Cycadophyta
Tipo <i>Typha</i>	<i>Typha</i>
DICOTILEDÓNEAS	
<i>Alnus vera</i> (Potonié) Matín y Rose 1966	<i>Alnus</i>
Tipo <i>Armeria</i> (DC) Willd.	<i>Armeria</i>
<i>Bombacidites</i> Couper 1958	Bombacaceae
<i>Caryapollenites</i> Raatz (1937) 1938 ex Potonié 1960	<i>Carya</i>
Tipo <i>Caryophyllaceae</i> Juss.	Caryophyllaceae
<i>Casuarinidites</i> Cookson & Pike 1954	<i>Casuarina</i>
<i>Corsnipollenites</i> Nakoman 1965	Onagraceae
<i>Crotonipollis</i> De Lima 1976	<i>Croton</i>
<i>Cupuliferoideaepollenites</i> Thomson & Thiergart, 1950	Fagaceae
<i>Chenopodipollis</i> Krutzsch 1966	Chenopodiaceae / Amaranthaceae
<i>Eucommia</i> Oliver	<i>Eucommia</i>
Tipo <i>Euphorbiaceae</i> Juss.	Euphorbiaceae
Tipo <i>Fabaceae</i> Lindley	Fabaceae
<i>Favitricolporites</i> Sah 1967(Dec.)	<i>Aeschynomene</i>
Tipo <i>Ficus</i> L.	<i>Ficus</i>
Tipo <i>Gesneriaceae</i> Dumort.	Gesneriaceae
Tipo <i>Glycydendron</i> Ducke.	<i>Glycydendron</i>
<i>Intratrisporopollenites</i> Thomson y Pflug emend. Mai 1961	Tiliaceae
<i>Juglanspollenites</i> Raatz 1939	<i>Juglans</i>
Tipo <i>Labiatae</i> Juss.	Labiatae
aff. <i>Landolphia</i> Pal.	<i>Landolphia</i>
<i>Leguminosaepites</i> Baksi & Deb 1976	Leguminosae
Tipo <i>Linum</i> L.	<i>Linum</i>
<i>Lymingtonia</i> sp.	Nyctaginaceae
Tipo <i>Lisianthus</i> P. Browne	<i>Lisianthus</i>
<i>Magnaperiporites</i> González 1967	Nyctaginaceae
<i>Malpighiaceoidites</i> Takahashi & Jux 1989	Malpighiaceae
<i>Malvaepollis</i> Harris 1965	Malvaceae
<i>Margocolporites vanwijhei</i> Germeraad, Hopping & Müller 1968	<i>Caesalpinia</i>

Cuadro 5. Continuación

<i>Murgocolporites</i> Ramanujam 1966 ex Srivastava 1969b emend. Pocknall y Mildenhall 1984	<i>Caesalpinia</i>
Tipo <i>Meliaceae</i> Juss.	<i>Meliaceae</i>
Tipo <i>Mimosa</i> L.	<i>Mimosa</i>
<i>Momipites coryloldes</i> Wodehouse	<i>Engelhardtia</i>
<i>Momipites microcoryphaeus</i> (Potonié) Nichols 1973	<i>Engelhardtia</i>
<i>Momipites tenuipolus</i> Anderson 1960	<i>Engelhardtia</i>
Tipo <i>Moraceae</i> Link.	<i>Moraceae</i>
<i>Mutisiapollis</i> Macphail y Hill 1994	<i>Mutisia</i>
<i>Myrtaceldites</i> Cookson y Pike 1954	<i>Myrtaceae</i>
Tipo <i>Onagraceae</i> Juss.	<i>Onagraceae</i>
<i>Platanoidites</i> Potonié, Thomson & Thiergart 1951 ex Potonié 1960	<i>Platanus</i>
<i>Polyadopollenites</i> Pflug & Thomson in Thomson & Pflug 1953	<i>Acacia</i>
<i>Polygalacidites</i> Sah & Dutta 1966	<i>Polygalaceae</i>
Tipo <i>Polygonaceae</i> Juss.	<i>Polygonaceae</i>
<i>Psilatricolporites operculatus</i> Van der Hammen & Wijmstra 1964	<i>Alchornea</i>
<i>Psilatricolporites</i> van der Hammen 1956 ex van der Hammen y Wijmstra 1964	<i>Alchornea/Chiropetalum</i>
<i>Pterocaryapollenites</i> Raatz (1937) 1938 ex Potonié 1960	<i>Pterocarya</i>
<i>Quercoldites</i> Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex Potonié 1960	<i>Quercus</i>
<i>Rhamnaceapollenites</i> Thielle-Pfeiffer 1980	<i>Rhamnaceae</i>
<i>Rhoipltes</i> Wodehouse 1933	<i>Tiliaceae</i>
<i>Rugulitriporites</i> Muller 1968	<i>Bursera</i>
Tipo <i>Sabicea</i> Aublet.	<i>Sabiceae</i>
<i>Salixpollenites</i> Srivastava 1966	<i>Salix</i>
<i>Sapindaceidites</i> Sun & Zhang 1979 in Sun, Zhang & Hou	<i>Sapindaceae</i>
<i>Sriatricolporites</i> Van der Hammen 1956 ex Leindelmeyer 1966	<i>Anacardiaceae/Rosaceae</i>
<i>Thomsonipollis</i> aff. <i>sablnetownensis</i>	<i>Celtis</i>
<i>Tubulifloridites</i> Cookson ex Potonié 1960	<i>Compositae</i>
Tipo <i>Thymelaeaceae</i> Juss.	<i>Thymelaeaceae</i>
<i>Ulmipollenites</i> Wolf 1934	<i>Ulmaceae</i>
Tipo <i>Urticaceae</i> Juss.	<i>Urticaceae</i>
Tipo <i>Valerianaceae</i> Batsch.	<i>Valerianaceae</i>
Tipo <i>Vitaceae</i> Juss.	<i>Vitaceae</i>
cf. <i>Zonocostites</i> Germeraad, Hopping & Muller 1968	<i>Rhizophora</i>

10.5 Paleofloras terciarias

Tomando como base las paleofloras descritas inicialmente por Axelrod (1950; 1958) y Chaney (1959), en la Fm. Cuayuca se tienen algunos elementos característicos de la *flora Arcto-terciaria* como son *Alnus*, *Pinus*, *Picea*, *Platanus*, *Pterocarya*, *Salix*, *Taxodium* y *Ulmaceae*, la mayoría de ellos son elementos templados y deciduos. Este concepto propone que los elementos Arcto-terciarios migraron hacia el sur durante el Terciario medio en respuesta al enfriamiento gradual del clima. Durante este proceso, hipotéticamente dicha geoflora sufrió pocos cambios en su contenido florístico. Estas suposiciones han sido seriamente cuestionadas, ya que es difícil aceptar la migración de geofloras como una unidad, sin cambios en su composición (MacGinitie, 1962).

El término Arcto-terciario ha sido muy debatido, ya que no solo comprende taxa templados, como inicialmente se había señalado. Estudios posteriores han permitido constatar la existencia de elementos tropicales a altas latitudes durante el Terciario, sugiriendo que alguno de sus componentes probablemente han cambiado en cuanto a tolerancias ecológicas (Wolfe, 1978). Actualmente es aceptado el término *flora Boreotropical*, empleado para caracterizar una mezcla de vegetación decidua templada y elementos siempre verdes tropicales en altas latitudes (Wolfe, 1975).

Con respecto a la *flora Neotropical-terciaria*, ésta se desarrolló ampliamente durante el Eoceno temprano (Axelrod, 1950). Esta paleoflora, caracterizada por elementos tropicales y subtropicales dominó áreas ocupadas actualmente por estepa, desiertos y sabana. Algunos representantes de este tipo de paleoflora encontrados en los conjuntos de la Fm. Cuayuca son *Polypodiaceae*, *Pteridophyta*, *Arecipites* (*Palmae*), *Ficus* y *Rhamnus*, entre otros.

Por otro lado, en la Fm. Cuayuca se encuentra bien representada la *flora Madro-terciaria* de clima seco, la cual tuvo su gran expansión durante el Eoceno medio y tardío en el suroeste de Norte América (Axelrod, 1950). Con excepción de los encinares, el chaparral, la sabana, la selva baja caducifolia y subcaducifolia, así como el matorral espinoso descritos con anterioridad, se encuentran representados en los conjuntos palinológicos. Algunos elementos presentes en la Fm. Cuayuca que han sido identificados en la flora Madro-terciaria son *Bursera*, *Caesalpinia*, *Ephedra*, *Ficus*, *Leguminosae* y *Palmae*.

La comunidad de chaparral es un relicto que derivó de la vegetación esclerófila Madro-Tethyana, la cual se encontraba ampliamente distribuída en el Eoceno medio ocupando una franja subhúmeda en Norte América y el continente Euroasiático (Axelrod, 1975; Valiente-Banuet *et al.*, 1998). Sin embargo, cuando se incrementó la aridez debido a los cambios climáticos del Terciario, su área de distribución se redujo. En general se postula que su composición florística fue mas generalizada durante el Terciario, esta comunidad llegó a ser importante durante el Mioceno en el sur de California, sin embargo su máximo desarrollo regional no fue sino hasta el Plioceno medio (Axelrod, 1948). Actualmente es posible encontrar dicha vegetación tanto en clima tropical con lluvias en invierno como en clima semiárido con inviernos secos y lluvias en verano (Valiente-Banuet *et al.*, 1998; Verdú *et al.*, 2002).

Axelrod (1950; 1958) sugiere que algunas especies desérticas derivaron de las tropicales *p.ej.* *Acacia*, *Bursera*, *Caesalpinia* y *Ficus*, los cuales actualmente tienen representantes en zonas tropicales y algunas especies de dichos géneros son características de zonas semiáridas.

Por otro lado, en el Paleógeno se encontraba bien desarrollado el bosque de encino en el oeste de Estados Unidos, el cual incluía varias especies de *Quercus*. En contraste, para el Eoceno tardío - Oligoceno temprano del centro de México no se tiene evidencia de encinares, como lo prueba la notoria escasez de dicho género.

10.6 Consideraciones climáticas

Los cambios paleoclimáticos propuestos para el Paleógeno han podido deducirse basándose en el actualismo, es decir, comparando las floras Cenozoicas cercanamente relacionadas con comunidades actuales, con particular énfasis en las tolerancias ecológicas de taxa existentes (Axelrod, 1957; Martin, 1984), ya que el presente es la clave del pasado (Hutton, 1788). Este hecho presupone que las tolerancias no han cambiado a través del Terciario, sin embargo existen excepciones (Frederiksen, 1985; Martin, 1978; Wolfe, 1969). Un linaje de *Pterocarya* por ejemplo, primero apareció en Norteamérica durante el Eoceno en bosques subtropicales y tropicales (Wolfe, 1968). Durante el Oligoceno temprano este linaje está representado en los bosques tropicales, pero en el Oligoceno tardío estuvo presente en la vegetación templada caliente (Wolfe, 1959). En el Mioceno temprano y medio, el linaje formó parte del bosque mesofítico templado y durante el Mioceno tardío este linaje está representado exclusivamente en el bosque de coníferas, actualmente está presente únicamente en el bosque decíduo de hoja ancha (Wolfe, 1969).

Los trabajos palinológicos Terciarios en México tienen una gran importancia bioestratigráfica. Aunado a ello, permiten conocer la historia de la vegetación en la parte más sureña de Norte América, así como también inferir los cambios climáticos ocurridos a través del Paleógeno y Neógeno.

Se ha estimado que durante el Terciario se llevaron a cabo grandes fluctuaciones de la temperatura, lo cual influyó en la distribución de la vegetación. Los eventos tectónicos tuvieron un papel importante en la historia climática terciaria, así como los levantamientos topográficos, la abertura de los océanos, el cambio de la circulación de las corrientes oceánicas y el incremento en la concentración de CO₂ atmosférico. Por otro lado, se tiene documentado el enriquecimiento de los isótopos de oxígeno ($\delta^{18}\text{O}$) durante el límite Eoceno-Oligoceno y el enfriamiento de hasta 5 °C en la temperatura oceánica (Frakes *et al.* 1992).

En general, durante el Paleoceno existió un incremento en la precipitación pluvial y en la temperatura global, favoreciendo el desarrollo del bosque tropical lluvioso con multiestratos en Estados Unidos. En el límite Paleoceno-Eoceno hubo un cambio gradual, pero la tendencia hacia el calentamiento continuó hasta el Eoceno temprano (Frederiksen,

1994; Graham, 1999; Harrington, 2003; Wing *et al.*, 2003). El registro de plantas muestra también un cambio gradual de la flora del Paleoceno al Eoceno (Harrington, 2003). En el Paleógeno temprano se dio un intercambio entre Norte América y otros continentes holárticos a través de puentes de tierra en regiones árticas (Harrington, 2003).

Es a partir del Eoceno medio cuando el clima empezó a ser más frío en Norteamérica y con estaciones marcadas, registrándose las mínimas temperaturas en el invierno (Graham, 1999), con ello la vegetación resultó afectada en el sureste de Estados Unidos. El bosque lluvioso tropical que había prevalecido durante todo el Paleoceno y en el Eoceno temprano, fue reemplazado por un bosque seco tropical semideciduo en el Eoceno medio, cuando las lluvias disminuyeron considerablemente y llegaron a ser más estacionales. Es durante esta época que se registra una importante proliferación de leguminosas en el sureste de Estados Unidos (Graham, 1999).

Entre el Eoceno medio y el Oligoceno temprano Frederiksen (1991) cita cuatro eventos importantes en E.U. El *primero* de ellos fue durante el Lutetiano (Eoceno medio temprano), cuando se *incrementa la diversidad* de angiospermas. La *declinación* de la diversidad de las angiospermas caracteriza el *segundo* evento en el Eoceno medio del Lutetiano tardío al Bartoniano temprano, resultado quizá de una extinción global. Cabe destacar que durante el Lutetiano (Eoceno medio temprano) se registra la extinción de *Momipites tenuipolus* en la Costa Golfo. Los grandes granos de polen de *Carya* reemplazaron a los granos más pequeños. Por último, en el Eoceno medio (del Lutetiano tardío al Bartoniano temprano) se registra la extinción de juglandáceas, ulmáceas y probablemente Eucommiaceae (Frederiksen, 1991). Sin embargo, *Eucommia*, *Momipites tenuipolus* y ulmáceas aún se registran en el Eoceno tardío - Oligoceno temprano en las Formaciones Cuayuca y Pie de Vaca de México.

Al segundo evento de disminución de la diversidad le siguió un *pico* de primeras apariciones de *taxa arbóreos y herbáceos*, sugiriendo un decremento de la precipitación y el desarrollo de estaciones con sequías severas. Un incremento en las frecuencias del polen similar a *Quercus* caracterizó el *tercer* evento en la Costa Golfo estimándose un clima frío y seco durante el Eoceno tardío (Priaboniano), aunque dicho evento ha sido registrado en Nueva Jersey hasta el Oligoceno temprano (Owens *et al.*, 1988). El cuarto evento registrado

por Frederiksen (1991) se le ha denominado “deterioro climático del Oligoceno” y representa un evento de enfriamiento con una caída en la diversidad de angiospermas en el Oligoceno temprano.

En Europa también se tiene evidencia del clima seco del Eoceno tardío al Oligoceno temprano, lo cual favoreció el desarrollo de taxa xéricos y del bosque esclerófilo; en contraste, desaparecieron elementos que representaban clima húmedo (Cavagnetto y Anadón, 1996). Cabe mencionar que algunos elementos xéricos, registrados en paleocuencas europeas como *Acacia*, *Chenopodiaceae*, *Ephedra*, *Linum* y *Plumbaginaceae*, también han sido recuperados en la Formación Cuayuca.

Ahora bien, gracias a que el polen y las esporas fósiles recuperadas en las distintas secciones de la Formación Cuayuca son representantes de la flora local y regional, pueden ser útiles para inferir, aunque sea de manera amplia, las condiciones topográficas y climáticas que existieron durante el Paleógeno en la parte central-sur de México. Las condiciones paleoclimáticas que prevalecieron cuando se formó la Formación Cuayuca pueden inferirse a través de los conjuntos palinológicos así como a través de su litología. Los estudios palinoflorísticos evidencian la presencia de un gradiente altitudinal, donde prosperaban posiblemente comunidades vegetales bajo diferentes condiciones climáticas. Es posible que durante el Eoceno tardío-Oligoceno temprano existieran serranías en donde prosperaban bajo un clima templado, el bosque templado de *Pinus* y en laderas con fuertes pendientes, el bosque mesófilo de montaña. También a nivel regional se desarrollaba el bosque tropical perennifolio.

A nivel local existió probablemente un clima semiárido, donde se desarrollaron comunidades vegetales como la selva baja caducifolia, favoreciéndose la proliferación de leguminosas, el matorral y pastizales halófilos. Por otro lado, las canteras de yesos que están siendo explotadas actualmente también son una fuerte evidencia del clima xérico local, ya que las condiciones bajo las cuales se formaron tienen que ver con una baja precipitación pluvial, contrastando con una alta evaporación.

Ephedra seguramente es un elemento autóctono que apoya la existencia de un clima semiárido local durante el Eoceno tardío - Oligoceno temprano. En la actualidad, este género

se encuentra ampliamente distribuido en zonas áridas y semiáridas de Norte América, siendo común en suelos yesosos del desierto Chihuahuense y Sonorense (Valdés y Flores, 1987).

Otro elemento interesante es *Selaginella*, si bien es muy conocido su amplia distribución en zonas tropicales y subtropicales, existe una especie (*S. lepidophylla*) que se desarrolla en zonas áridas de Chihuahua y Coahuila, e inclusive está presente en el matorral espinoso del estado de Puebla (Valdés y Flores, 1987). Por lo que existe la posibilidad de que este elemento fuera también un integrante de la flora local.

Existen otras evidencias sobre el clima semiárido del Paleógeno en la región central-sur de México, correspondiente a la Formación Pie de Vaca, paleocuenca continental ubicada en el área de Tepexi de Rodríguez, Puebla. Con los conjuntos palinológicos, así como con los aportes paleobotánicos, se estima que en el área de Tepexi existía un clima xérico para el Eoceno tardío – Oligoceno temprano, donde se desarrollaban pastizales con gramíneas, efedras y comunidades de sabana, así como selva baja caducifolia. No obstante, se presentan comunidades vegetales de climas templados como bosque de pino y bosque mesófilo de montaña (Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999).

10.7 Ambiente sedimentario y eventos tectónicos generales

En esta sección se analiza de manera general el ambiente sedimentario de la Fm. Cuayuca (figs. 27-30). Además, con base en la proposición de que la Fm. Cuayuca pudiera formar parte del Grupo Balsas, se analizan las condiciones tectónicas bajo las cuales se depositó dicho grupo en el sur de México.

Con base en los resultados palinológicos ya presentados, se propone una paleocuenca de tipo continental. Este hecho puede sustentarse por la ausencia de elementos marinos (dinoflagelados, microforaminíferos) en el conjunto palinológico, lo que confirma los hallazgos de Fries (1966) quien considera a la Fm. Cuayuca como una serie de capas lacustres formadas en un lago somero.

Es difícil establecer las condiciones particulares del paleolago, sin embargo, es probable que se tratara de un sistema semi-cerrado en donde existía escaso aporte de agua, con una alta evaporación y poca precipitación local, que favoreció la formación de yesos. El paleolago probablemente somero, recibía eventualmente aporte de agua y sedimentos, provocando la formación de yesos impuros, con apariencia laminada, los que están siendo actualmente explotados.

Con el trabajo de campo se pudo conocer el límite suroeste de la paleocuenca a 18°27' latitud N y 98°47' longitud W, cerca del poblado San Juan Teotlalco, Puebla (figs. 25 y 26). En los bordes de la misma existen rocas siliciclásticas y hacia el centro de la paleocuenca se aprecia la zona donde se depositó la Fm. Cuayuca.

La cuenca donde se encontraba el paleolago fue generada probablemente por eventos tectónicos los cuales generaron además una serie de paleocuecas contiguas donde se depositó el Grupo Balsas. Durante la acumulación de depósitos continentales, correspondientes al Grupo Balsas, existió un régimen tectónico de distensión (Cserna *et al.*, 1980). Con la tectónica distensiva, las fallas y fracturas permitieron el ascenso de material magmático desde grandes profundidades, dando origen a eventos volcánicos intrusivos como la formación de diques y diquestratos que intrusieron al Grupo Balsas, además de que se registraron derrames contemporáneos al depósito del Grupo Balsas (Cserna *et al.*, 1980). Así, una vez rellenadas las cuencas de material lacustre y volcánico, ocurrió un deslizamiento

lateral izquierdo de N-S, produciendo dislocación del relleno (Silva-Romo *et al.*, 2000). Como resultado de lo anterior, los estratos del Grupo Balsas presentan inclinaciones debidas al ladeo producido por un abundante fallamiento. Los buzamientos promedio son de 20° y 30° o inclinaciones locales cercanas a las fallas de hasta 70°, mientras que buzamientos menores a 10° son escasos presentándose en los sitios donde el grupo tiene gran espesor (Fries, 1960). Varios autores proponen que el Grupo Balsas involucra deformación compresional y hasta cabalgamiento (Campa-Uranga, 1978). Por último, se ha postulado que las cuencas cenozoicas fueron generadas por eventos tectónicos que comprendieron la migración del bloque Chortis y la exhumación del complejo Xolapa. Lo anterior se confirma con la presencia de fallas con rumbo NE-SW, presentes en la región Mixteca, asociadas al deslizamiento del Bloque Chortis (Silva-Romo *et al.*, 2000).

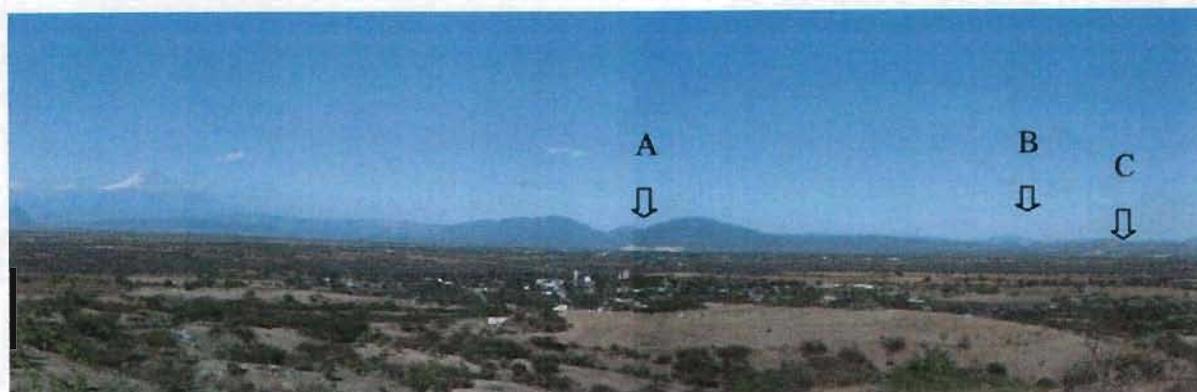


Figura 25. Extensión de la paleocuenca donde fue depositada la Formación Cuayuca: en el centro se aprecia la localidad tipo (A), Lagunillas de rayón hacia la derecha (C) y atrás, a la distancia, Izúcar de Matamoros (B).

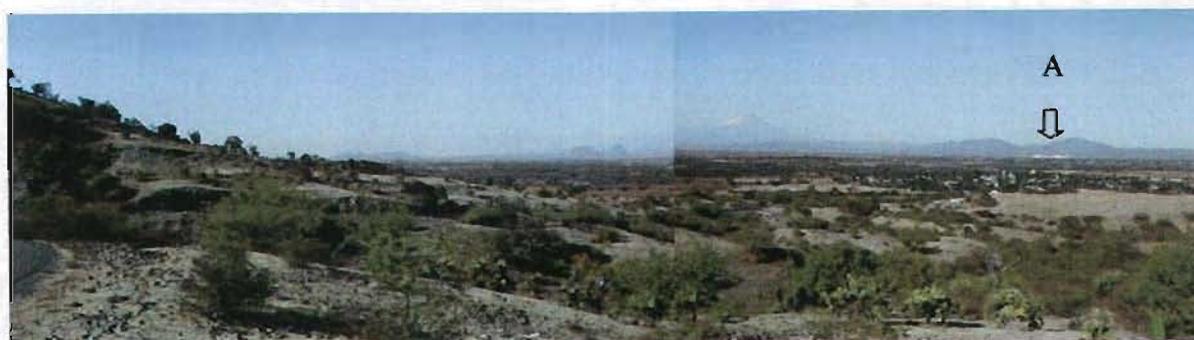


Figura 26. Rocas siliciclásticas en la periferia de la paleocuenca terciaria y al fondo la Fm. Cuayuca (A).

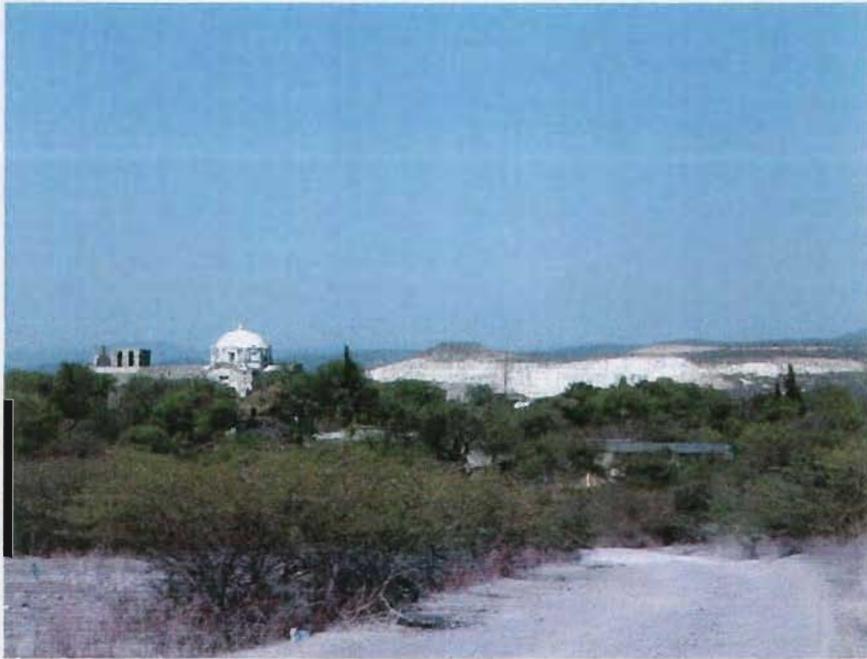


Figura 27. Estratotipos de la Formación Cuayuca, Puebla.

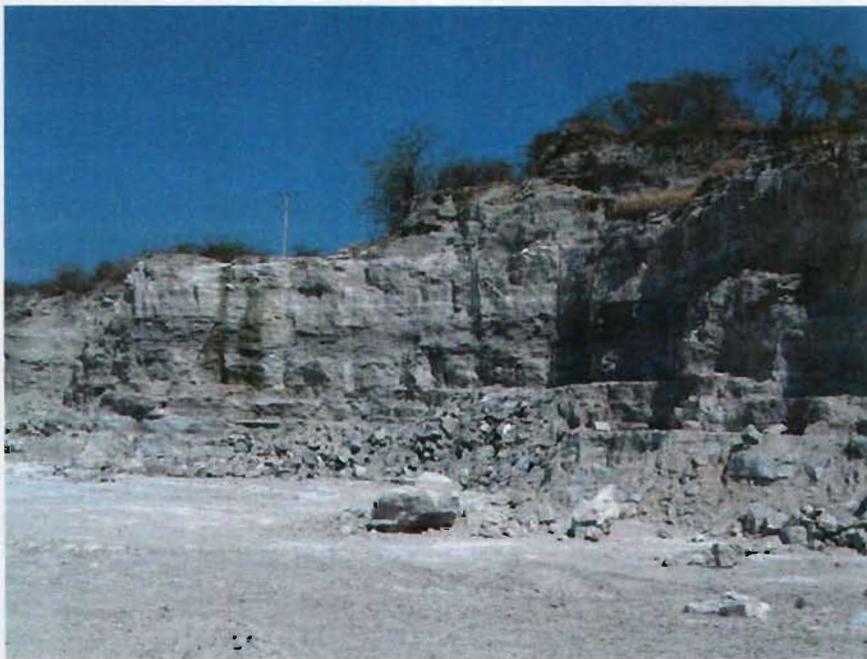


Figura 28. Sección "B" de Cuayuca: yesos con intercalaciones de limolitas.



Figura 29. Evaporitas en Izúcar de Matamoros, Puebla.



Figura 30. Canteras de yeso en Izúcar de Matamoros, Puebla.

12. BIBLIOGRAFÍA

- Alcántara, A.O. y Luna, V.I. 1997. Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *An. Inst. Biol., UNAM, Ser. Bot.* 68(2): 57-106.
- Andersen, S.T. 1967. Tree-pollen rain in a mixed deciduous forest in south Jutland (Denmark). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 3: 267-275.
- Anzotegui, L.M. 1996. Palinología de la Formación Palo Pintado Mioceno Superior, Provincia de Salta, República Argentina. *Rev. Esp. Micropaleontol.* XXVIII, 3: 77-92.
- Anzotegui, L.M. y Garrilla, S.S. 1995. Estudio Palinológico de la Formación Parana (Mioceno Superior) (Pozo "Josefina", Provincia de Santa Fe, Argentina). *Corrientes Argentina. Faceta* 6: 101-178.
- Axelrod, D.I. 1948. Climate and evolution in western North America during middle Pliocene time. *Evolution* 2: 127 - 144.
- Axelrod, D.I. 1950. Classification of the Madro-Tertiary flora. Carnegie Institution of Washington Publication. Contributions to Paleontology. Washington, D.C. 306 pp.
- Axelrod, D.I. 1957. Late Tertiary and the Sierra Nevada uplift. *Bull. Geol. Soc. Am.* 68:19-46.
- Axelrod, D.I., 1958. Evolution of the Madro-Tertiary Geoflora. *The Botanical Review* 26(7): 433-509.
- Axelrod, D.I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 280 - 334.
- Barreda, V. 1993. Late Oligocene?-Miocene pollen of the families Compositae, Malvaceae and Polygonaceae from the Chenque Formation, Golfo San Jorge Basin, Southeastern Argentina. *Palynology* 17: 169-186.
- Barreda, V. 1997a. Palynomorph assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene?-Miocene from Golfo San Jorge Basin, Patagonia, Argentina. Part 1: Terrestrial algae, trilete and monolete spores. *Ameghiniana* 34(1): 69-80.
- Barreda, B. 1997b. Palynomorph assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene?-Miocene from Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. Part 2: Gymnosperm and Colpate pollen. *Ameghiniana* 34(1): 81-92.

- Barreda, B. 1997c. Palynomorph assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene?-Miocene from Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. Part 3. Polycolpate and tricolporate pollen. *Ameghiniana* 34(2): 131-144.
- Barreda, B. 1997d. Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de playa la Mina (Provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la Cuenca Austral. *Ameghiniana* 34(3): 283-294.
- Barreda, B. 1997e. Palynomorph assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene?-Miocene from Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. Part 4. Polycolpate and porate pollen. *Ameghiniana* 34(2): 103-154.
- Barreda, V., Gutiérrez, P.R. y Limarino, C.O. 1998. Edad y paleoambiente de la "Serie del Yeso", valle del cura, provincia de San Juan: Evidencias palinológicas. *Ameghiniana* 35 (3): 321-335.
- Barreda, V. y Palamarczuk, S. 2000a. Palinoestratigrafía de depósitos del Oligoceno tardío – Mioceno en el área sur del Golfo San Jorge, Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 37(1): 103-117.
- Barreda, V. y Palamarczuk, S. 2000b. Estudio palinoestratigráfico del Oligoceno tardío-Mioceno en secciones de la costa patagónica y plataforma continental y plataforma continental argentina. INSUGEO. *Serie Correlación Geológica* 14: 103-138.
- Bartlett, A.S. y Barghoorn, E.S. 1973. Phytogeographic history of the Isthmus of Panama during the past 12,000 years (a history of vegetation, climate and sea-level change). In: A. Graham (ed.) *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*. Elsevier, Amsterdam.
- Bebout, J.W. 1980. Observed Stratigraphic distribution of spores, pollen and *incertae sedis* palynomorphs in the Tertiary section of the cost No. B-2 well, Baltimore Canyon, Atlantic outer continental shelf. *Palynology* 4: 181-196.
- Becker, H.F. 1969. Fossil plants of the Tertiary Beaverhead Basins in southwestern Montana. *Palaeontogr. Abt. B.* 127: 1-142.
- Becker, H.F. 1972. The Metzel Ranch flora of the Upper Ruby River Basin, southwestern Montana. *Palaeontographica* Abt B 141: 1-61.
- Biaggi, R.E. 1978. Palynology and Paleoecology of some Oligo-Miocene sediments from Chiapas, Mexico. Tesis de Maestría, Walla Walla College, California. U.S.A. 92pp.
- Brooks, D.R. y van Veller, M.G.P. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *J. Biogeogr.* 30: 819-825.

- Brown, R.W. 1962. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. *US Geol. Surv. Prof. Pap.* 375: 1-119.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. 1998. Biogeography. 2nd. Ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer. 691pp.
- Burden, E.T. y Hills, L.V. 1989. Illustrated key to genera of lower Cretaceous terrestrial palynomorphs (excluding megaspores) of western Canada. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation. *Contributions Series* No. 21.
- Campa-Uranga, M. F. 1978. La evolución tectónica de Tierra Caliente, Guerrero. *Bol. Soc. Geol. Mexicana*, Tomo XXXIX, 2, pp. 52-64.
- Campos-Villanueva, A. y Villaseñor, J.L. 1995. Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Bol. Soc. Bot. México* 56: 95-120.
- Carranza, S.C. 2001. Palinoestratigrafía del Grupo Balsas. Implicaciones paleoambientales, climáticas y cronoestratigráficas. (En dos municipios del estado de Puebla): Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias, Tesis de licenciatura, 120 pp.
- Carranza, S.C. 2004. Palinoestratigrafía del Grupo Balsas en la cuenca Cenozoica Tepexi-Coatzingo, estado de Puebla, México. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología. Tesis de Maestría. 176pp.
- Cavagnetto, C. y Anadón, A. 1996. Preliminary palynological data on floristic and climatic changes during the Middle Eocene-Early Oligocene of the eastern Ebro Basin, northeast Spain. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 92: 281-305.
- Cavagnetto, C. y Guinet, P. 1994. Pollen fossile de Leguminosae – Mimosoideae dans l'Oligocene inferieur du basin de l'Ebre (Espagne) – implications paleoclimatiques et paleogeographiques. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 81: 327-335.
- Cerna, Z. de, Ortega-Gutiérrez, F. y Palacios-Nieto, M., 1980. Reconocimiento Geológico de la parte central de la cuenca del alto Río Balsas, Estados de Guerrero y Puebla. In: *Libro-Guía de la excursión geológica a la Parte Central de la Cuenca*. Sociedad Geológica Mexicana, pp. 1-31.
- Chaney, R.W. 1947. Tertiary centers and migration routes. *Ecology monographs* 17(2): 140-148.
- Chaney, R.W. 1959. Miocene floras of the Columbia Plateau. Part I. Composition and Interpretation. Carnegie e Inst. Wash. *Contrib. Paleontol.* 617: 1-134.

- Collinson, M.E., Fowler, K. y Boulter, M.C. 1981. Floristic changes indicate a cooling climate in the Eocene of southern England. *Nature* 291: 315 – 317.
- Crisci, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. *J. Biogeogr.* 28: 157-168.
- Crisci, J.V., Katinas, L. y Posadas, P. 2003. Historical Biogeography: An Introduction. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 239pp.
- Cross, A.T. y Martínez-Hernández, E. 1980. Compositae pollen in early Tertiary rocks, Baja California, Mexico. Abstr. 5th. International, Palynological Conference, Cambridge, 97pp.
- Davies, E.H. 1985. The Anemiacean, Schizaeacean and Related Spores: An Index to Genera and Species. Atlantic Geoscience Centre. Geological Survey of Canada. Department of Energy, Mines and Resources. Canadian Technical Report of Hydrography and Ocean Sciences. No. 67.
- De Lima, M.R., Melo, M.S. y Coimbra, A.M. 1991. Palinología de sedimentos da bacia de São Paulo, Terciario do Estado de São Paulo, Brasil. *Rev. JG, São Paulo* 12(112), 7-20.
- Dettmann, M.E. y Clifford, H.T. 1992. Phylogeny and biogeography of *Ruffordia*, *Mohria* and *Anemia* (Schizaeaceae) and *Ceratopteris* (Pteridaceae): evidence from *in situ* and dispersed spores. *Alcheringa* 16: 269-314.
- Dettmann, M.E. y Playford, G. 1968. Taxonomy of some Cretaceous spores and pollen grains from eastern Australia. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, 81(2): 69-94.
- Dilcher, D.L. 1973. A Paleoclimatic Interpretation of the Eocene Floras of Southeastern North America. In: A. Graham (ed.). *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp 39-59.
- Edmons, R.L. 1979. Aerobiology: The ecological systems approach. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 386pp.
- El Beialy, S.Y. 1998. Stratigraphic and palaeoenvironmental significance of Eocene palynomorphs from the Rusayl Shale Formation, Al Khawd, northern Oman. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 102: 249-258.
- Elsik, W.C. 1968. Palynology of a Paleocene Rockdale lignite, Milam County, Texas. I. Morphology and Taxonomy. *Pollen et Spores* X (2): 263-314.
- Elsik, C.W. 1974. Characteristic Eocene Palynomorphs in the Gulf Coast, U.S.A. *Paleontographica* Abt. B 149: 90-111.
- Elsik, W.C.H. y Dilcher, D.L.B. 1974. Palynology and age of clays exposed Lawrence clay pit, Henry County, Tennessee. *Paleontographica* B 146: 65-87.

- Erdtman, G. 1986. Pollen morphology and plant taxonomy: Gymnospermae: angiosperms – an introduction to palynology. E.J. Brill, Leiden, 553pp.
- Faegri, K. e Iversen, J. 1989. Textbook of Pollen Analysis. Hohn Wiley & Sons. 328 pp.
- Fairchild, W.W. y Elsik, W.C. 1969. Characteristic Palynomorphs of the lower Tertiary in the Gulf Coast. *Palaeontographica* Abt. B 128: 81-89.
- Fowler, K. 1971. A new species of *Aglaoreidia* Erdtm. From the Eocene of Southern England. *Pollen et Spores* XIII(1): 135-147.
- Frakes, LA., Francis, J.E. y Syktus, J.I. 1992. Climate modes of the Phanerozoic. Cambridge University Press, 274pp.
- Frederiksen, N.O. 1979. Paleogene sporomorph biostratigraphy, northeastern Virginia. *Palynology* 3: 129-167.
- Frederiksen, N.O. 1980a. Sporomorphs from the Jackson Group (Upper Eocene) and Adjacent Strata of Mississippi and Western Alabama. *Geol. Surv. Prof. Paper*. United States Government Printing Office, Washington. 75p y 16 lams.
- Frederiksen, N.O. 1980b. Paleogene sporomorphs from south Carolina and quantitative correlations with the Gulf Coast. *Palynology* 4: 125-179.
- Frederiksen, N.O. 1984. Stratigraphic, paleoclimatic and paleobiogeographic significance of Tertiary sporomorphs from Massachusetts. *Geol. Surv. Prof. Paper* 1308: 1-25.
- Frederiksen, N.O. 1985. Review of early Tertiary sporomorph paleoecology. *Contributions Series*. A.A.S.P. 15: 1-92.
- Frederiksen, N.O. 1988. Sporomorphs Biostratigraphy, Floral Changes, and Paleoclimatology, Eocene and Early Oligocene of the eastern Gulf Coast. U.S. *Geological Survey Profesional Paper*. United States Government Printing Office, Washington. 101pp.
- Frederiksen, N.O. 1989. Eocene sporomorph biostratigraphy of southern California *Paleontográfica* 211: 135-179.
- Frederiksen, N.O. 1991. Pulses of Middle Eocene to Earliest Oligocene Climatic Deterioration in Southern California and the Gulf Coast. *Palaaios* 6: 564-571.
- Frederiksen, N.O. 1994. Paleocene floral diversities and turnover events in eastern North America and their relation to diversity models. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 82: 225-238.

- Frederiksen, N.O. 1996. Chapter 20F. Uppermost Cretaceous and Tertiary spore/pollen biostratigraphy. In: Jansonius, J. and McGregor, D.C. (ed.), *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologist Fundation, Vol. 2, pp. 831-841.
- Frederiksen, N.O. 1998. Upper Paleocene and lowermost Eocene angiosperm pollen biostratigraphy of the eastern Gulf Coast and Virginia. *Micropaleontology* 44 (1): 45 - 68.
- Frederiksen, N.O., Carr, D.R., Lowe, G.D. y Wosika, E.P. 1983. Middle Eocene Palynomorphs from San Diego, California. A.A.S.P. *Contribution Series* 12: 1-109 y 23 lám.
- Fries, C. Jr. 1960. Geología del Estado de Morelos y de partes adyacentes de México y Guerrero, región central meridional de México: Univ. Nal. Autón. México, Inst. Geología, Bol. 60, 236 pp.
- Fries, C. Jr. 1966. Hoja Cuernavaca 14Q-h(8). Resumen de la geología de la Hoja Cuernavaca, Estado de Morelos. Univ. Nac. Autón. México. Inst. Geología, Carta Geológica de México. Serie 1: 100, 000, mapa con texto.
- Gaponoff, S.L. 1984. Palynology of the Silverado Formation (Late Paleocene), Riverside and orange counties, California. *Palynology* 8: 71-106.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Copen. SIGSA. 217 pp.
- Goloboff, P.A. 1993. NONA version 2.0 Program and documentation. Computer program distributed by J.M. Carpenter, Dept. of Entomology. American Museum of Natural History, New York.
- Gómez-Pompa, A. 1973. Chapter 2: Ecology of the Vegetation of Veracruz. In: A. Graham (ed.), *Vegetation and Vegetational history of northern Latin America*. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, pp. 73-148.
- González-Guzmán, A.E. 1967. A palynological study on the upper Los Cuervos and mirador Formations (Lower and middle Eocene; Tribú Area, Colombia). Leiden, E.J. Brill 129pp. 30 láms.
- Graham, A. 1975. Late Cenozoic evolution of tropical lowland vegetation in Veracruz, México. *Evolution* 29: 723-735.
- Graham, A. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 63: 787-842.

- Graham, A. 1979. *Mortoniendron* (Tiliaceae) and *Sphaeropteris/ Trichipteris* (Cyatheaceae) deposits of the Gulf-Caribbean Region. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 572-576.
- Graham, A. 1985. Studies in Neotropical Paleobotany. IV. The Eocene communities of Panama. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 504-534.
- Graham, A. 1987. Miocene communities and paleoenvironments of southern Costa Rica. *Am. J. Bot.* 74(10): 1501-1518.
- Graham, A. 1988a. Studies in Neotropical Paleobotany. V. The Lower Miocene communities of Panama – La Culebra Formation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1440-1466.
- Graham, A. 1988b. Studies in Neotropical Paleobotany. VI. The lower Miocene communities of Panama – The Cucaracha Formation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 1467 – 1479.
- Graham, A. 1989. Studies in Neotropical Paleobotany. VII. The lower Miocene communities of Panama – The La Boca Formation. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76: 50-66.
- Graham, A. 1990a. New angiosperm records from the Caribbean Tertiary. *Am. J. Bot.* 77(7): 897-910.
- Graham, A. 1990b. Late Tertiary microfossil flora from the Republic of Haiti. *Am. J. Bot.* 77(7): 911-926.
- Graham, A. 1991. Studies in Neotropical Paleobotany. VII. The Pliocene communities of Panama – Introduction and ferns, gymnosperms, angiosperms (monocots). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 190-200.
- Graham, A. 1999. Late Cretaceous and Cenozoic History of North American Vegetation. Oxford University Press. 350pp.
- Graham, A. 2000. Studies in Neotropical Palaeobotany. IV. A palynoflora from the Middle Eocene Saramaguacán Formation of Cuba. *Am. J. Bot.* 87(10): 1526 – 1539.
- Graham, A., Cozadd, D., Areces-Mallea, A. y Frederiksen, N.O. 2000. Studies in Neotropical Paleobotany XIV. A palynoflora from the middle Eocene Saramaguacán Formation of Cuba. *Am. J. Bot.* 87(10): 1526-1539.
- Graham, A. y Jarzen, D.M. 1969. Studies in Neotropical Paleobotany. I. The Oligocene communities of Puerto Rico. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 56:308-357.
- Graham, A. y Palacios-Chávez, R. 1996. Additions and preliminary study o fan Oligo-Miocene Palynoflora from Chiapas, Mexico. *Rhedeia* 6(1): 1-12.
- Gregory, W.A. y Hart, G.F. 1995. Distribution of pollen and spores in a subsurface marine Wilcox (Paleocene-Eocene) section in southwest Louisiana. *Palynology* 19: 1-43.

- Gruas-Cavagnetto, C. 1976. Etude palynologique du Paléogène du Sud de l'Angleterre. *Cahiers de Micropaléontologie* 1: 1-49.
- Gruas-Cavagnetto, C. 1978. Étude Palynologique de L'Éocène du bassin anglo-parisien. *Société Géologique de France Mémoire* 131: 1-62.
- Harrington, G.J. 2003. Geographic patterns in the floral response to Paleocene-Eocene warming. In: Wing S.L., Gingerich P.D., Schmitz B. y Thomas E. (eds.). *Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene*. Boulder, Colorado. *Geol. Soc. Am. Special Paper* 369: 381-393.
- Helenes, J. y Cabrera, D. 2003. Oligocene-Miocene palynomorph assemblages from eastern Venezuela. *Palynology* 27: 5-25.
- Herendeen, P.S. y Crane, P.R. 1992. Early Caesalpinoid fruits from the Paleogene of southern England. *Advances in Legume Systematics: 4. The fossil record* ed. P.S. Herendeen y D.L. Dilcher.
- Hutton, J. 1788. Theory of the Earth: an investigation of the laws observable in the composition, dissolution and restoration of land upon the globe. *Royal Society of Edinburgh Transactions* 1: 209 – 304.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2000. Síntesis Geográfica del Estado de Puebla. pp. 21-84.
- Internacional Code of Botanical Nomenclatura. 1972. Editado por F.A. Stafleu, Chairman, Bonner C.E.B., McVaugh R., Meikle R.D., Rollins R.C., Ross R., Schopf O. M., Schulze F.M., De Vilmorin R. and Voss E. G. Utrecht-Netherlands, 426pp.
- Jansonius, J. y Hills, L.V. 1976. Gener file of fósil spores and pollen. *Special Publication* Department of Geology. University of Calagary, Canada.
- Jarzen, D.M. y Nichols, D.J. 1996. Chapter 9. Pollen. In: Jansonius, J. y McGregor, D.C. (eds.), *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Vol. 1, pp. 261-291.
- Kedves, M. 1985. The present day state of upper Cretaceous paleophytogeography on palynological evidence. *Acta Biol. Szeged* 31: 115-127.
- Kedves, M. 1997. Upper Cretaceous pollen grains from Egypt I. In: Kedves, M. (Ed.) *Plant Cell Biology and Development* 8: 10-33.
- Krutzsch, W. 1963. Zur regionalen und stratigraphischen verbreitung von *Agalaoreidia cyclops* Erdtman 1960. *Grana Palynological* 4 (1): 121-9.

- Krutzsch, W. 1970a. Die stratigraphisch verwertbaren Sporen – und Pollenformen des mitteleuropäischen Alttertiärs. *Jahrb. Geol. Bot.* 3: 309-379.
- Krutzsch, W. 1970b. Zur Kenntnis fossiler disperser Tetradenpollen. *Paläontol. Abh.* B 3: 399-433.
- Krutzsch, W. 1970c. Einige neue Pollenformen aus den Familien der Tiliaceen, Bombacaceen und Sterculiaceen aus dem mitteleuropäischen Alttertiär, *Jahrb. Geol. Bot.* 3: 275 – 307.
- Krutzsch, W. 1989. Paleogeography and historical phytogeography (paleochorology) in the Neophyticum. *Pl. Syst. Evol.* 162: 5-61.
- Krutzsch, W. y Vanhoorne, 1977. Die Pollenflora von Epinois und Loksbergen in Belgien. *Palaeontographica* B 163: 1-110.
- Langenheim, J.H., Hackner, B.L. y Bartlett, A. 1967. Mangrove pollen at the depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas, México. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University.* 21: 289-324.
- Lema, H., Busteros, A., Papú, O. y Sepúlveda, E. 1996. Litología y Palinoestratigrafía de la Formación Río Chico en la localidad de Estancia el sauce, Provincia del Chubut, Argentina. Simposio Paleógeno de América del Sur. Actas Subsecretaría de Minería de la Nación, Servicio Geológico Minero Argentino, Anales 33: 51-58. Buenos Aires.
- Leopold, E.B. 1974. Pollen and Spores of the Kisinger Lakes Fossil Leaf Locality. In: MacGinitie H.D. (ed.). *An early middle Eocene flora from the Yellowstone-Absaroka volcanic Province, Northwestern wind river basin Wyoming.* University of California. Publications in Geological Science. 108: 4-103.
- Leopold, E.B., Liu, G. y Clay-Poole, S. 1992. Low biomass vegetation in the Oligocene? In: Prothero, D.R. y Berggren W.A. (eds). *Eocene-Oligocene Climatic and Evolution,* Princeton University Press. Princeton. New Jersey, pp. 339-420.
- Leopold, E.B. y MacGinitie, H.D. 1972. Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains. In: A. Graham (ed.). *Floristics and paleofloristics of Asia and eastern North America.* Elsevier, Amsterdam, pp. 147 – 200.
- Leopold, E.B. y Scout T.C.-P. 2001. Florissant leaf and pollen floras of Colorado compared: climatic implications. *Denver Museum of Nature & Science* 4(1): 17-69.
- Lima, M.R., Melo, M.S. y Coimbra, A.M. 1991. Palinología de sedimentos da Bacia de São Paulo, Terciário do Estado de São Paulo, Brasil. *Rev. IG, São Paulo* 12 (1/2): 7-20.

- Lloret, F., Verdú, M., Flores-Hernández, N. y Valiente-Baunet, A. 1999. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems: insights from an external Biogeographical region, the mexical shrubland. *Am. J. Bot.* 86(12): 1655-1661.
- Lobreau-Callen, D.L. 1972. Pollen des Icacinaceae I. Atlas (1). *Pollen et Spores* 14 (4): 345-388.
- Lorente, A.M.A. 1986. Palynology and palynofacies of the Upper Tertiary in Venezuela. *Dissertationes Botanicae*, Band 99. J.Cramer, Venezuela, 1986. 225pp.
- Love, J.D., Leopold, E.B., Love, D.W. 1978. Eocene rocks, fossils, and geologic history: Teton Range, northwestern Wyoming. Washington, DC. U.S. *Geol. Surv. Prof. Paper* 932-B:40, 2 plates.
- Luna, V.I. y Alcántara, A.O. 2003. Análisis de simplicidad de endemismos (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.
- Luna, V.I., Almeida, L., Villers, L. y Lorenzo, L. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Bol. Soc. Bot. México*. 48: 35-63.
- Luna, V.I., Ocegueda, C.S. y Alcántara, A.O. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales Inst. Biol., UNAM, Ser. Bot.* 65(1): 31-62.
- Luna-Vega, I., Almeida-Leñero, L. y Llorente-Bousquets, J. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, Estados de Morelos y México. *Anales Inst. Biol., UNAM, Ser. Bot.* 59(1): 63-87.
- Mabberley, D.L. 1987. *The plant-book*. Cambridge University Press. 707pp.
- Mac Ginitie, H.D. 1962. The Kilgore Flora. A Late Miocene flora from Northern Nebraska. University of California Press in Geological Sciences. 35(2): 67-158 y 16 lám.
- Magallón-Puebla, S y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1994a. *Eucommia constans* n. sp. fruits from Upper Cenozoic strata of Puebla, México: Morphological and anatomical comparason with *Eucommia ulmoides* Oliver. *Int. J. Plant Sci.* 155:80-95.
- Magallón-Puebla, S y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1994b. Latest occurrence of the extincto genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) in America: *Cedrelospermum manchesteri* sp.nov. from the Upper Cenozoic of Puebla, Mexico. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 81: 115-128.

- Magallón-Puebla, S y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 1994c. Fósil legume fruits from tertiary strata of Puebla, México. *Can. J. Bot.* 72: 1027-1038.
- Martin, H.A. 1978. Australian flora and vegetation throughout the Tertiary: evidence from pollen. *Alcheringa* 2: 181-202.
- Martin, H.A. 1984. On the Philosophy and Methods used to reconstruct Tertiary Vegetation. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 521-533.
- Martin, H.A. 1997. The use of ecological tolerances for the reconstruction of Tertiary Palaeoclimates. *Aust. J. Bot.* 45: 475-492.
- Martin, H.A. 1998. Late Cretaceous – Cainozoic Palynology of the Poonarunna No. 1 Well, Central Australia. *T. Roy. Soc. South. Aust.* 122(3): 89-138.
- Martínez-Hernández, E. 1992. Caracterización ambiental del Terciario de la Región de Ixtapa, estado de Chiapas. Un enfoque palinoestratigráfico. Universidad Nacional Autónoma de México, *Revista, Instituto Geología* 10: 54- 64.
- Martínez-Hernández, E., Hernández-Campos, H. y Sánchez-López, M. 1980a. Palinología del Eoceno en el Noreste de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Geología, *Revista* 4:155-166 pp.
- 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.
- Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. 1993. Vegetation Mosaics during the Neogene at Tepexi de Rodríguez, Puebla. Firts International Conference on Climate Change in Mexico, Taxco, Guerrero, 5-9 de julio, 1993. Program and Abstracts: 72.
- Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. 1994. Presencia de *Erdtmanipollis* Krutsh 1962, *Aglaoredia* Erdtman 1969 y *Apectodinium* (Costa Downie, 1976) Lentin y Williams 1977, en el Terciario de Tepexi de Rodríguez, Puebla y sus implicaciones cronoestratigráficas, fitogeográficas y paleogeográficas. VIII Coloquio Internacional de Paleobotánica y Palinología. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politecnico Nacional, 6 al 9 de Septiembre, Programa y Resúmenes: 8.
- Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. 1995. Palaeorología de Angiospermas de la Flora Mexicana durante el Mesozoico y Terciario: Evidencias palinológicas. XIII Congreso Mexicano de Botánica: La vegetación de México: una visión histórica. Morelos del 5 al 11 de noviembre.
- Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. 1996. Palaeorología de Angiospermas de la Flora Mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 58:87-97.

- Martínez-Hernández, E. y Ramírez-Arriaga, E. 1999. Palinología de la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, implicaciones cronoestratigráficas. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* V. 16: 187-207
- Mautino, L.R. y Anzótegui, L.M. 2001. Palinología de la Formación Chiquimil (Mioceno Superior), en Río Vallecito, provincia de Catamarca, Argentina. Parte 3. *Polen. Ameghiniana* 39(3): 271-284.
- Mautino L.R., Anzótegui, L.M. y Herbst, R. 1997. Análisis Palinológico de la localidad Nacimientos de Abao, Neógeno, en la Sierra de Hualfin, Departamento Belén, Catamarca, Argentina. *Geociencias II* (no. Especial): 121-127.
- Mayorga, S.R., Luna, V.I. y Alcántara, A.O. 1998. Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molando-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Bol. Soc. Bot. México* 63: 101-119.
- Meave, J., Soto, M.A., Calvo, I.L.M., Paz, H.O. y Valencia, A.S. 1992. Análisis ginecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Bol. Soc. Bot. México* 52: 31-77.
- Mildenhall, D.C. 1980. New Zealand late Cretaceous and Cenozoic plant biogeography: a contribution. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 31: 197-233.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México – V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del río de las Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural VIII* (1-4): 95-114.
- Miranda, F. y Hernández-X., 1963. Los tipos de Vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28: 29-179.
- Moore, P.D., Webb, J.A. y Collison, M.E. 1991. *Pollen Analysis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 216pp.
- Morán-Zenteno, D.J., Alba-Aldave, L.A., Martínez-Serrano, R.G., Reyes-Salas, M.A., Corona-Esquivel, R. y Ángeles-García, S. 1998. Stratigraphy, geochemistry and tectonic significance of the Tertiary volcanic sequences of the Taxco-Quetzalapa Region, Southern, Mexico. Instituto de Geología, *Rev. Mex. Cienc. Geol.* V.15, n.2 pp.167-180.
- Morán-Zenteno, D.J., Alba-Aldave, L.A., Sole, J., Iriondo, A. 2004. A major resurgent caldera in southern Mexico: the source of the late Eocene Tilzapotla Ignimbrite. *J. Volcanol. Geoth. Res.* 136: 97-119.
- Morrone, J.J. 1994. On the Identification of Areas of Endemism. *Syst. Biol.* 438-441.

- Morrone, J.J. 2001. Sistemática, Biogeografía, Evolución: los patrones de la biodiversidad en el tiempo-espacio. Las Prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. 124 pp.
- Morrone, J.J. 2003. El lenguaje de la cladística. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial. Facultad de Ciencias, UNAM. 109 pp.
- Morrone, J.J. 2004. Homología Biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida. Instituto de Biología, UNAM. Cuadernos 37. 199 pp.
- Morrone, J.J. y Crisci, J.V. 1995. Historical Biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
- Muller, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *The Botanical Review* 47: 1-142.
- Muller, J., Di Giacomo, E. y van Erve, A.W. 1987. A palynological zonation for the Cretaceous, Tertiary and Quaternary of Northern South America. *AASP. Contribution Series* 19: 7-69.
- Nakoman, E. 1965. Description d'un nouveau genre de forme: *Corsinipollenites*. *Annales Société Géologique du Nord* 85: 155-158. Paris.
- Newman, K.R. 1965. Upper Cretaceous – Paleocene guide palynomorphs from northwestern Colorado. Series in Earth Sciences No. 2 University of Colorado Press, Boulder, Colorado. 21pp.
- Nichols, D.J. 1973. North American and European species of *Momipites* ("Engelhardtia") and related genera. *Geoscience and Man*. VII: 103-117.
- Nixon, K.C. 2002. WinClada ver. 1.00.08 Published by the author, Ithaca, N.Y.
- Ortega-Rosas, C.I. 2003. Palinología de la ciénega de Camilo: datos para la historia de la vegetación y el clima del Holoceno medio y superior en el NW de la sierra madre occidental, Sonora, México. Tesis de Maestra en Ciencias Biológicas. Instituto de Ecología. Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. 109pp.
- Ortiz-Acosta, M.E. 2003. Méthodes et donnés pour l'histoire de la végétation et du climat au nord-ouest du Mexique. Tesis Doctoral, Universidad de Aix-Marseille III.
- Othón-Alcántara, A. y Luna, V.I. 1997. Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales Inst. Biol. UNAM, Ser. Bot.* 68 (2): 57-106.
- Ottone, E.G., Barreda, V.D. y Pérez, D.J. 1998. Basin Evolution as reflected by Miocene palynomorphs from the Chinchas Formation, frontal cordillera (32°S), San Juan Province, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 30 (3): 35-47.

- Owens, J.P., Bybell, L.M., Paulachok, G., Ager, T.A., González, V.M. y Sugarman, P.J. 1988. Stratigraphy of the Tertiary sediments in a 945-foot-deep corehole near Mays Landing in the southeastern New Jersey Coastal Plain: U.S. *Geol. Surv. Prof. Paper* 1484, 39pp.
- Palacios, Ch. R. 1985. Estudio palinológico y paleoecológico de las floras fósiles del Mioceno inferior y principio del Mioceno Medio de la región de Pichucalco, Chiapas, México. Tesis doctoral, Escuela Nacional de Ciencias, Biológicas del Instituto Politécnico Nacional 261 pp.
- Palacios, Ch. 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 Bot. Mex.* 24: 1-96.
- Palamarczuk, S. y Barreda, V. 2000. Palinología del Paleogeno tardío-Neogeno temprano, pozo Aries x-1, Plataforma Continental Argentina Tierra del Fuego. *Ameghiniana* 37(2): 221-234.
- Papu, O.H. 1989. Estudio Palinológico de la Formación Paso del Sapo (Cretácico superior), Valle medio del río Chubut. Granos de polen, consideraciones estadísticas, paleoecológicas y paleoambientales. *Ameghiniana* 25(3): 193-202.
- Pennington, T.D. y Sarukhán, J. 1998. Árboles tropicales de México. UNAM – Fondo de Cultura Económica. 521pp.
- Playford, G. y Dettmann, M.E. 1996. Chapter 8. Spores. In: Jansonius, J. and McGregor, D.C. (ed.). *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, 1: pp.227-260.
- Pocknall, D.T. y Mildenhall, D.C. 1984. Late Oligocene – early Miocene spores and pollen from Southland, New Zealand. *New Zealand Geol. Sur. Paleontol. Bull.* 51, 66pp. y 26 lams.
- Polhill, R.M., Raven, P.H. y Stirton, C.H. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In: R.M. Polhill et P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics*, 1. R. Bot. Gard., Kew. pp. 1-26.
- Porzecanski, A.L. y Cracraft, J. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *J. Biogeogr.* 32: 261-275.
- Puig, H. 1991. Vegetación de la Huasteca de México. Estudio fitogeográfico y ecológico. ORSTOM, Instituto de Ecología A.C. y CEMCA: 625pp.

- Punt, W., Blackmore, S., Nilsson, S. y Le Thomas, A. 1994. Glossary of Pollen and Spore terminology. LPP Foundation, Utrecht, The Netherlands. 71pp.
- Quattrocchio, M. y Volkheimer, W. 1988. Microflora de los estratos limítrofes entre Cretácico y Terciario en las localidades de Tilian y Corralito, Cuenca del Grupo Salta, descripciones sistemáticas. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas 3: 109-120.
- Quattrocchio, M., Ruiz, L. y Volkheimer, W. 2000. Palynological zonation of the Paleogene of the Colorado and Salta Group Basins, Argentina. *Rev. Esp. Micropaleontol.* 32(1): 61-78.
- Ramírez-Arriaga, E. y Martínez-Hernández, E. 2002. Synthesis of Cuayuca Formation and correlation with palynoflora of Balsas Group: Paleogene Lacustrine environments from central of Mexico. Joint meeting American Association of Stratigraphic Palynologists – TMS – NAMS. University College London, U.K. Abstracts.
- Ramírez-Arriaga, E. and Martínez-Hernández, E. and Prámparo M.B. (en prensa). Palynomorph assemblages of the Cuayuca Formation (Paleogene), Puebla, southern México. Part 1: trilete spores, monolete spores and gymnosperm pollen. Para ser publicado en *Ameghiniana*
- Ramírez, J.L. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2000a. Leaves of Salicaceae (*Salix* and *Populus*) from Oligocene sediments near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Int. J. Plant. Sci.* 161(3): 521-534.
- Ramírez, J.L. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2000b. Leaves of Berberidaceae (*Berberis* and *Mahonia*) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Rev. Palaeobot. Palyno.* 110: 247-257.
- Ramírez, J.L., Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Silva-Pineda, A. 2000. Reconstruction of the leaves of two new species of *Pseudosmodium* (Anacardiaceae) from Oligocene strata of Puebla, México. *Int. J. Plant Sci.* 161 (3): 509-519.
- Raven, P.H. y Polhill, R.M. 1981. Biogeography of the Leguminosae. In: R.M. Polhill et P.H. Raven (eds.). *Advances in Legume Systematics*, 1. R. Bot. Gard., Kew. pp. 27-34.
- Regali, M.S.P., Uesugui, N. y Santos, A.S. 1974. Palinología dos sedimentos Mesozoicos do Brasil .Parte 1. *Boletim Técnico Petrobrás* 17 (3): 177-191.
- Rodríguez-Torres, R. 1970. Itinerario Geológico México-Oaxaca. In: Segura L.R. y Rodríguez-Torres, R. (eds.). *Libro-Guía de la excursión México-Oaxaca*. Sociedad Geológica Mexicana. pp. 4-32.

- Rosales-Lomeli, J., Ayala-Nieto, M. y Martínez-Hernández, E. 1992. Investigación palinológica de fósiles terciarios en una columna de la Cuenca Tampico-Misantla. Proyecto CAO-1405, 27 pp. (Informe inédito).
- Rosen, D.E. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Myers A.A. y P.S. Giller (eds.) *Analytical biogeography an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman, London & New York, pp.437-481.
- Rouse, G.E., Hopkins, W.S. y Piel, K.M. 1971. Palynology of some Cretaceous and early Tertiary deposits in British Columbia and adjacent Alberta. *Geol. Soc. Amer., Spec. Paper* 127: 213 – 246.
- Ruiz, L. A. 1972. Flora Popular Mendocina. Aportes al inventario de los recursos naturales renovables de la Provincia de Mendoza. Deserta. Contribuciones del Instituto Argentino de Investigaciones de las zonas áridas. CONICET, INTA-CAFTA y FECIC. 299pp.
- Ruiz, L.C. y Quattrocchio, M.E. 1997. Estudio Palinológico de la Formación Pedro Luro (¿Maastrichtiano-Paleoceno), en la cuenca del Colorado República Argentina. *Rev. Esp. Micropaleontol.* XXIX, 2: 115-137.
- Rull, V. A 2001. Quantitative palynological record from the early Miocene of western Venezuela, with emphasis on mangroves. *Palynology* 25: 109-126.
- Rull, V. 2003. Contributions of quantitative ecological methods to the interpretation of stratigraphically homogeneous pre-Quaternary sediments: a palynological example from the Oligocene of Venezuela. *Palynology* 27: 75-98.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, 432pp.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Bot. Mex.* 35: 25-44.
- Rzedowski, J. y Calderón, G. R. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. *Trace* 12: 12 – 21.
- Rzedowski, J. y Palacios-Chávez, R. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México) una reliquia del Cenozoico. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 29: 93-123.
- Sah, S.C.D. 1967. Palynology of an upper Neogene profile from Rusizi Valley (Burundi). Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique. *Annales, Sci. Geol.*, 57: 1-173.
- Sah, S.C.D. 1974. Palaeogene biostratigraphy of Shillong plateau. In: K.R. Surange, R.N. Lakhanpal and D.C. Bharadwaj (eds.). *Aspects and appraisal of Indian palaeobotany*. Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Lucknow, pp. 525-533.

- Salard-Cheboldaeff, M. 1975. Quelques grains de pollen périporés Tertiaries du Cameroun. *Rev. Micropaléontol.* 17: 182-190.
- Salard-Cheboldaeff, M. 1978. Sur la palynoflore Maastrichtienne et Tertiaire du bassin sédimentaire littoral du Cameroun. *Pollen et Spores* 20: 215-260.
- Salard-Cheboldaeff, M. 1979. Palynologie Maestrichtienne et Tertiaire du Cameroun. Etude qualitative et repartition verticale des principales especes. *Rev. Palaeobot. Palyno.* 28: 365-388.
- Secretaría de Gobernación, 1988a. Enciclopedia de los Municipios. Estado de Puebla. 1ª. Edición. pp. 298-301; 469-478.
- Secretaría de Gobernación, 1988b. Enciclopedia de los Municipios. Estado de Morelos. 1ª. Edición. pp. 87-89.
- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1981. Síntesis Geográfica de Morelos. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática. pp.3-25.
- Silva-Romo, G., Mendoza, R. C. y Martiny, B. 2000. Acerca del origen de las cuencas Cenozoicas de la zona cortical extendida del sur de México: un ejemplo en la región Mixteca. GEOS Boletín informativo. Época II. Unión Geofísica Mexicana, A. C. Vol. 20. N° 3, 326-327.
- Srivastava, S.K. 1972. Some spores and pollen from the Paleocene oak hill member of the Naheola Formation, Alabama (U.S.A.) *Rev. Palaeobot. Palynol.* 14: 217-285).
- Srivastava, S.K. 1984. Palynology of the Monterey Formation (Miocene) Phosphatic facies at Lions Head, Santa Maria area, California. *Palynology* 8: 33-49.
- Steeves, M.W. y Barghoorn, E.S. 1959. The pollen of *Ephedra*. *Journal of Arnold Arboretum* 40: 221 – 229.
- Thiele-Pfeiffer, H. 1980. Die Miozäne Microflora aus dem Braunkholentagebau oder bei Wackersdorf/Oberpfalz. *Paleontographica* B 174: 95 – 224.
- Thiele-Pfeiffer, H. 1988. Die microflora aus dem Mitteleozölschiefer von Messel bei Darmstadt. *Palaeontographica* Abt.B. Stuttgart. 211: 1-86.
- Tomasini-Ortíz, A. C. y Martínez-Hernández, E. 1984. Palinología del Eoceno-Oligoceno de Simojovel, Chiapas. Universidad Nacional Autonoma de México, Instituto de Geología, *Paleontología Mexicana* 50, 61 pp.
- Turner, R. M., Bowers, J. E. y Burgess, T. L. 1995. Sonoran Desert Plants. An Ecological Atlas. The University of Arizona Press. Tucson, U.S.A. 504pp.

- Traverse, A. 1988. Paleopalynology. Unwin Hyman. 600pp.
- Traverse, A. 1996. Nomenclature and taxonomy: systematics. In: Jansonius y Mc Gregor D.C. (eds.) *Palynology: principles and applications*. Chapter 2. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, 1: pp. 11-28
- Tschudy, R.H. 1973. Stratigraphic Distribution of Significant Eocene Palynomorphs of the Mississippi Embayment. *Geol. Surv. Prof. Paper* 743-B: 1-24.
- Tschudy, R.H. y Van Loenen, S.D. 1970. Illustrations of Plant Microfossils from the Yazoo Clay (Jackson Group, Upper Eocene) Mississippi. *Contribution to Paleontology. Geol. Surv. Prof. Paper*. 643-E.
- Vakhrameev, V.A. 1978. The climates of the Northern Hemisphere in the Cretaceous in the light of paleobotanical data. *Paleontolog. J.* 12: 143-154.
- Valdés, J. y Flores, H. 1987. Las Gimnospermas en la flora halófila y gipsófila de México. *An. Inst. Biol. UNAM*. 57: 45-58
- Valiente-Baunet, A., Flores-Hernández, N., Verdú, M. y Dávila, P. 1998. The chaparral vegetation in Mexico under nonmediterranean climate: the convergence and Madrean-Tethyan Hypotheses reconsidered. *Am. J. Bot.* 85(10): 1398-1408.
- Van Pelt, R.S., Engelhardt, D.W., Christopher, R.A. y Lucas-Clark, J. 2000. Establishing a Hydrostratigraphic Framework Using Palynology. An example from the Savannah River Site, South Carolina. Chapter 18 In: Martin, R.E. (ed.). *Environmental Micropaleontology V*. 15 of Topics in Geobiology. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- Velasco de León, P. y Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2000. Leaves of *Cercocarpus misteca* n. sp. (Rosaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 111: 285-294.
- Velasco de León, P., Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Silva-Pineda, A. 1998. Leaves of *Karwinskia axamilpense* sp. nov. (Rhamnaceae) from Oligocene sediments, near Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Can. J. Bot.* 76: 410-419.
- Verdú, M., Barrón-Sevilla, J.A., Valiente-Baunet, A., Flores-Hernández, N. y García-Fayos P. 2002. Mexican plant phenology: is it similar to Mediterranean communities?. *Bot. J. Linnean Society* 138: 297 – 303.
- Wilkinson, G.C. y Boulter, M.C. 1980. Oligocene pollen and spores from the western part of the British isles. *Palaeontographica* Abt. B. 175. 27-83.

- Wing S.L., Harrington, G.J., Bowen, G.J. y Koch, P.L. 2003. Floral change during the Initial Eocene Thermal Maximum in the Power Basin, Wyoming. In: Wing S.L., Gingerich P.D., Schmitz B. y Thomas E. (eds.). *Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene*. Boulder, Colorado, *Geol. Soc. Am. Spec. Paper* 369: pp. 425-440.
- Wingate, F.H. 1983. Palynology and age of The Elko Formation (Eocene) near Elko, Nevada. *Palynology* 7: 93-132.
- Wolfe, J.A. 1959. Physiognomic classification of Australian rain forests. *J. Ecol.*, 47: 551-570.
- Wolfe, J.A. 1968. Paleogene biostratigraphy of nonmarine rocks in King County, Washington. U.S. *Geol. Surv. Prof. Paper* 571: 33pp.
- Wolfe, J.A. 1969. Neogene floritic and vegetational history of the Pacific Northwest. *Madroño* 20: 83-110
- Wolfe, J.A. 1975. Some aspects of plant geography of the northern hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 264-279.
- Wolfe, J.A. 1877. Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region. Geological Survey Professional Paper, United States Government printing office, Washington. 55pp.
- Wolfe, J.A. 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the northern hemisphere. *Am. Sci.* 66: 694-279.

ANEXO I

Lista de palinomorfos compartidos entre formaciones terciarias de México con su número de identificación (Id) empleado en el análisis cladístico (PAE). Los Taxa con (FAMILIA) o [Afinidad Botánica] corresponden a los siguientes trabajos: Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga, 1999 (PV), Ramírez-Arriaga, en este trabajo (Cua), Martínez-Hernández y Ramírez-Arriaga en proceso (Gre), Biaggi, 1978 (Quin), Palacios y Rzedowski, 1993 (Pich) y Graham, 1975 (PS).

Id	TAXA	Eoc- Olig		Olig	Olig- Mio	Mio	PLio
		PV	Cua	Gre	Quin	Pich	PS
Esporas de PTERIDOPHYTAS y BRYOPHYTAS							
0	<i>Anthoceros</i> (ANTHOCEROTACEAE)	◊	◊				
1	<i>Asplenium</i> (ASPLENIACEAE)				◊	◊	
2	<i>Cicatricosisporites</i> [SHIZAEACEAE]		◊		◊		
3	<i>Cyathea</i> (CYATHEACEAE)		◊		◊	◊	◊
4	<i>Deltoidospora</i> (CYATHEACEAE)	◊	◊	◊		◊	
5	<i>Equisetum</i> (EQUISETACEAE)				◊	◊	
6	<i>Jamesonia</i> (ADIANTACEAE)				◊	◊	
7	<i>Laevigatosporites</i> [Insertae sedis]	◊	◊			◊	
8	<i>Leiotriletes</i> [SCHIZAEACEAE]		◊			◊	
9	<i>Lycopodium</i> (LYCOPODIACEAE)	◊	◊	◊	◊	◊	◊
10	<i>Lygodium</i> (SCHIZAEACEAE)				◊	◊	
11	<i>Polypodiusporites</i> (POLYPODIACEAE)	◊			◊		
12	<i>Pteris</i> (ADIANTACEAE)				◊	◊	◊
13	<i>Selaginella</i> (SELAGINELLACEAE)	◊	◊	◊	◊	◊	◊
99	<i>Sphaeropteris</i> (CYATHEACEAE)		◊		◊	◊	
14	<i>Sphagnum</i> (SPHAGNACEAE)	◊				◊	
GYMNOSPERMAS							
15	<i>Abies</i> (PINACEAE)	◊				◊	◊
16	<i>Cedrus</i> (PINACEAE)				◊	◊	
17	<i>Cupressus/Juniperus/Taxodium</i>	◊	◊	◊		◊	
18	<i>Ephedripites claricristatus</i> (EPHEDRACEAE)	◊	◊				
19	<i>Ephedripites</i> [EPHEDRACEAE]	◊	◊	◊		◊	
20	<i>Picea</i> (PINACEAE)	◊	◊			◊	◊
21	<i>Pinus</i> (PINACEAE)	◊	◊	◊	◊	◊	◊
22	<i>Arequipites</i> [PALMAE]		◊		◊		
ANGIOSPERMAS - Monocotiledóneas							
23	<i>Aglaoreidia</i> (RESTIONACEAE)	◊	◊				
24	<i>Graminidites</i> (GRAMINEAE)	◊	◊	◊	◊	◊	◊
25	<i>Liliacidites</i> [LILIACEAE, PALMAE, BROMELIACEAE]	◊	◊	◊	◊	◊	
26	<i>Nypa</i> (PALMAE)				◊	◊	
27	<i>Typha</i> (THYPHACEAE)	◊	◊	◊			
Dicotiledóneas							
28	<i>Acacia</i> (LEGUMINOSAE)	◊	◊	◊	◊	◊	

Anexo I. Continuación

Id	TAXA	Eoc- Olig		Olig	Olig- Mio	Mio	PLIO
		PV	Cua	Gre	Quin	Pich	PS
29	<i>Acer</i> (ACERACEAE)				◊	◊	
30	<i>Alchornea</i> (EUPHORBIACEAE)	◊	◊	◊	◊	◊	◊
31	<i>Alnus</i> (BETULACEAE)		◊	◊	◊	◊	◊
33	<i>Annona</i> (ANNONACEAE)		◊			◊	
34	<i>Armeria</i> (PLUMBAGINACEAE)	◊	◊				
35	<i>Betula</i> (BETULACEAE)	◊		◊			
36	<i>Bombacacidites</i> [BOMBACACEAE]	◊	◊	◊			
37	<i>Bombax</i> (BOMBACACEAE)				◊	◊	
38	<i>Bursera</i> (BURSERACEAE)	◊	◊	◊		◊	◊
40	<i>Carya</i> (JUGLANDACEAE)	◊	◊	◊		◊	
41	<i>Cassia</i> (LEGUMINOSAE)			◊		◊	
42	<i>Casuarinidites</i> [CASUARINACEAE]		◊	◊	◊		
43	<i>Cedrela</i> (MELIACEAE)					◊	◊
44	<i>Celtis</i> (ULMACEAE)		◊		◊	◊	◊
54	<i>Chenopodiipollis</i> (CHENOPODIACEAE- AMARANTHACEAE)	◊	◊	◊	◊	◊	◊
46	<i>Clethra</i> (CLETHRACEAE)				◊	◊	
47	<i>Coccoloba</i> (POLYGONACEAE)					◊	◊
48	<i>Combretum</i> (COMBRETACEAE)				◊	◊	◊
50	<i>Corsinipollenites</i> [ONAGRACEAE]	◊	◊	◊			
51	<i>Corylus</i> (BETULACEAE)	◊			◊	◊	
52	<i>Cupania</i> (SAPINDACEAE)				◊		◊
53	<i>Cuphea</i> (LYTHRACEAE)					◊	◊
55	<i>Engelhardtia</i> (JUGLANDACEAE)				◊	◊	◊
56	<i>Eucommia</i> (EUCOMMIACEAE)	◊	◊	◊			
57	<i>Eugenia</i> (MYRTACEAE)				◊	◊	◊
58	<i>Fagus</i> (FAGACEAE)				◊	◊	
59	<i>Faramea</i> (RUBIACEAE)					◊	◊
60	<i>Ficus</i> (MORACEAE)		◊		◊		
61	<i>Fraxinus</i> (OLEACEAE)				◊	◊	
62	<i>Guarea</i> (MELIACEAE)					◊	◊
63	<i>Hedyosmum</i> (CHLORANTHACEAE)					◊	◊
64	<i>Heliocarpus</i> (TILIACEAE)	◊	◊	◊			
65	<i>Ilex</i> (AQUIFOLIACEAE)	◊			◊	◊	◊
66	<i>Juglans</i> (JUGLANDACEAE)	◊	◊	◊	◊	◊	◊
67	<i>Leguminosaeppites</i> (LEGUMINOSAE)	◊	◊				
68	<i>Liquidambar</i> (HAMAMELIDACEAE)	◊	◊		◊	◊	◊
45	cf. <i>Malpighia</i> (MALPIGHIACEAE)					◊	◊
69	<i>Malpighiaceoidites</i> (MALPIGHIACEAE)		◊	◊			

Anexo I. Continuación

Id	TAXA	Eoc- Olig		Olig	Olig- Mio	Mio	PLIO
		PV	Cua	Gre	Quin	Pich	PS
70	<i>Malvacipollis</i> [MALVACEAE]	◊	◊				
39	<i>Margocolporites vanwijhei</i> (<i>Caesalpinia</i>) [LEGUMINOSAE]	◊	◊	◊			
71	<i>Meliosma</i> (SABIACEAE)					◊	◊
72	<i>Mimosa</i> (LEGUMINOSAE)		◊			◊	◊
73	<i>Momipites coryloides</i> [JUGLANDACEAE]	◊	◊	◊			
74	<i>Momipites microcoryphaceous</i> [JUGLANDACEAE]	◊	◊				
75	<i>Myrica</i> (MYRICACEAE)					◊	◊
76	<i>Myrtacidites</i> (MYRTACEAE)	◊	◊	◊	◊		
77	<i>Nyssa</i> (NYSSACEAE)				◊	◊	
78	<i>Passiflora</i> (PASSIFLORACEAE)					◊	◊
79	<i>Pelliciera</i> (PELLICIERACEAE)				◊	◊	
80	<i>Platanus</i> (PLATANACEAE)	◊	◊			◊	
81	<i>Podocarpus</i> (PODOCARPACEAE)	◊				◊	◊
82	<i>Polygala</i> (POLYGALACEAE)				◊	◊	
83	<i>Polygalacidites</i> (POLYGALACEAE)	◊	◊	◊			
84	<i>Populus</i> (SALICACEAE)					◊	◊
85	<i>Pterocarya</i> (JUGLANDACEAE)	◊	◊		◊		
86	<i>Quercus</i> (FAGACEAE)	◊	◊	◊	◊	◊	◊
87	<i>Reevesia</i> (STERCULIACEAE)	◊	◊				
88	<i>Rhamnus</i> (RHAMNACEAE)		◊			◊	
89	<i>Rhizophora</i> (RHIZOPHORACEAE)				◊	◊	◊
90	<i>Salix</i> (SALICACEAE)		◊		◊	◊	
91	<i>Sapindacidites</i> (SAPINDACEAE)	◊	◊				
92	<i>Serjania</i> (SAPINDACEAE)					◊	◊
93	<i>Smilax</i> (SMILACACEAE)					◊	◊
32	<i>Striatricolporites</i> [ANACARDIACEAE]	◊		◊			
94	<i>Struthanthus</i> (LORANTHACEAE)					◊	◊
95	<i>Thomsonipollis</i> [ULMACEAE]		◊			◊	
96	<i>Tilia</i> (TILIACEAE)				◊	◊	
97	<i>Tournefortia</i> (BORAGINACEAE)				◊	◊	◊
49	<i>Tubulifloridites</i> (COMPOSITAE)	◊	◊	◊		◊	◊
98	<i>Ulmus</i> (ULMACEAE)	◊	◊	◊	◊	◊	◊

ANEXO II. Análisis PAE por secciones: estructura de la matriz capturada en WINCLADA

0	<i>Deltoidospora</i> (Miner 1935) Potonié 1956
1	<i>Leptolepidites</i> Couper 1953
2	<i>Retitrites</i> Pierce emend. Döring, Krutzsch, Mai & Schulz in Krutzsch 1963
3	<i>Lusatisporis dettmannae</i> (Drugg) Srivastava 1972
4	<i>Stereigranisoris granula</i> (Krutzsch & Sontag) Kedves 1982
5	<i>Polypodiisporites</i> Potonié 1931 ex Potonié 1956
6	<i>Cupressacites /Taxodlaceapollenites</i> Kremp 1949 ex Potonié 195
7	<i>Ephedripites</i> Bolchovitina 1953
8	<i>Pinuspollenites /Piceapollis</i> Krutzsch 1971
9	aff. <i>Aglaoeidia</i> Erdtman 1960 emend. Fowler 1971
10	<i>Arecipites</i> Wodehouse 1933 emend. Nichols <i>et al.</i> 1973
11	<i>Graminidites</i> Cookson 1947 ex Potonié 1960
12	<i>Liliacidites</i> Couper 1953
13	<i>Polyadopollenites</i> aff. <i>pflugii</i> Cavagnetto & Guinet 1994
14	<i>Alnus vera</i> (Potonié) Martín y Rose 1966
15	<i>Caryapollenites</i> Raatz (1937) 1938 ex Potonié 1960
16	<i>Casuarinidites</i> Cookson & Pike 1954
17	<i>Corsiniipollenites</i> Nakoman 1965
18	<i>Cupuliferoidaepollenites</i> Thomson & Thiergart, 1950
19	<i>Chenopodiipollis</i> Krutzsch 1966
20	<i>Eucommia</i> Oliver
21	<i>Juglanspollenites</i> Raatz 1939

22	<i>Leguminosaeipites</i> Baksi & Deb 1976
23	<i>Momipites coryloides</i> Wodehouse
24	<i>Momipites microcoryphaeus</i> (Potonié) Nichols 1973
25	<i>Momipites tenuipolus</i> Anderson 1960
26	<i>Myrtaceidites</i> Cookson y Pike 1954
27	<i>Platanoidites</i> Potonié, Thomson & Thiergart 1951 ex Potonié 1960
28	<i>Psilatricolporites operculatus</i> Van der Hammen & Wijnstra 1964
29	<i>Quercoidites</i> Potonié, Thomson & Thiergart 1950 ex Potonié 1960
30	<i>Rhoipites</i> aff. <i>aralioides</i> Pocknall & Mildenhall 1984
31	<i>Rugulitriporites</i> Muller 1968
32	<i>Sapindaceldites</i> Sun & Zhang 1979 in Sun, Zhang & Hou
33	<i>Striatricolporites</i> Van der Hammen 1956 ex Leindelmeyer 1966
34	<i>Thomsonipollis</i> aff. <i>sabinetawnensis</i> Elsik 1974
35	<i>Favultricolporites</i> Sah 1967(Dec.)
36	Tipo <i>Armeria</i> (DC) Willd.
37	Tipo <i>Moraceae</i> Link.
38	aff. <i>Landolphia</i> Pal.
39	Tipo <i>Typha</i> L.
40	<i>Tubulifloridites</i> Cookson ex Potonié 1960
41	<i>Ulmipollenites</i> Wolf 1934
42	<i>Letosphaeridia</i> Eisenack 1958

Anexo III

Palynomorph assemblages of the Cuayuca Formation (Paleogene), Puebla, southern México. Part 1: trilete spores, monolet spores and gymnosperm pollen

Elia RAMÍREZ-ARRIAGA ¹, Enrique MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ ¹ and Mercedes B. PRÁMPARO ²

¹ Laboratorio de Palinología, Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria 04510, Coyoacán, Distrito Federal. México. elia@servidor.unam.mx

² Unidad de Paleopalínología, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, C.C. 131 (5500) Mendoza, Argentina. mprampar@lab.cricyt.edu.ar

Abstract. This publication presents the systematic of monolet and trilete spores, and polylicate, inaperturate and bisaccate pollen grains recovered from outcrops of the Cuayuca Formation, State of Puebla, southern Mexico. Species belonging to the following genera are described and illustrated: *Cicatricosisporites*, *Deltoidospora*, *Foveotriletes*, *Leptolepidites*, *Lusatisporis*, *Retitriletes*, *Stereigranisporis*, *Verrucingulatisporites*, *Polypodiisporites*, *Pinuspollenites*, *Pityosporites*, *Ephedripites*, and *Cupressacites*. Pteridophytes and bryophytes spores constitute 13.5% of the assemblages and gymnosperms 7.3%. Angiosperms to be discussed on later papers, dominate the assemblage.

Resumen. ASOCIACIÓN PALINOLÓGICA DE LA FORMACIÓN CUAYUCA (PALEOGENO), PUEBLA, SUR DE MÉXICO. PARTE I: ESPORAS TRILETES, ESPORAS MONOLETES Y POLEN DE GIMNOSPERMAS. Esta publicación presenta la sistemática de esporas monolet y trilete, y granos de polen poliplicados, inaperturados y bisacados recuperados de secciones estudiadas correspondientes a la Formación Cuayuca, aflorantes al sur de México, estado de Puebla. Se describen e ilustran especies pertenecientes a los géneros: *Cicatricosisporites*, *Deltoidospora*, *Foveotriletes*, *Leptolepidites*, *Lusatisporis*, *Retitriletes*, *Stereigranisporis*, *Verrucingulatisporites*, *Polypodiisporites*, *Pinuspollenites*, *Pityosporites*, *Ephedripites* y *Cupressacites*. Las pteridofitas y briofitas constituyen el 13.5% del total de la palinoflora estudiada y las gimnospermas el 7.3%. Las angiospermas que serán discutidas en trabajos posteriores, dominan las asociaciones.

Key words: Palynology. Systematic descriptions. Tertiary. Cuayuca Formation. Paleogene. Mexico.

Palabras clave: Palinología. Descripciones sistemáticas. Terciario. Formación Cuayuca. Paleógeno. México.

Introduction

The Cuayuca Formation is characterized by continental lacustrine sedimentary deposits. Fries (1966) studied the geology of this area and divided the formation into three members which include siliciclastic (conglomerate to siltstones), carbonate (limestone, chert, marl) and sulphate (gypsum) lithofacies. He assigned the formation to the Miocene – Pliocene on the basis of weak stratigraphic relationships with other units (fig. 1). However, the lack of microfossils and radiometric dating at that time made determine its precise age difficult. Ramírez-Arriaga and Martínez-Hernández (2003) proposed a Late Eocene-Early Oligocene age for the Cuayuca Formation based on the initial palynological results and its correlation with other Tertiary assemblages.

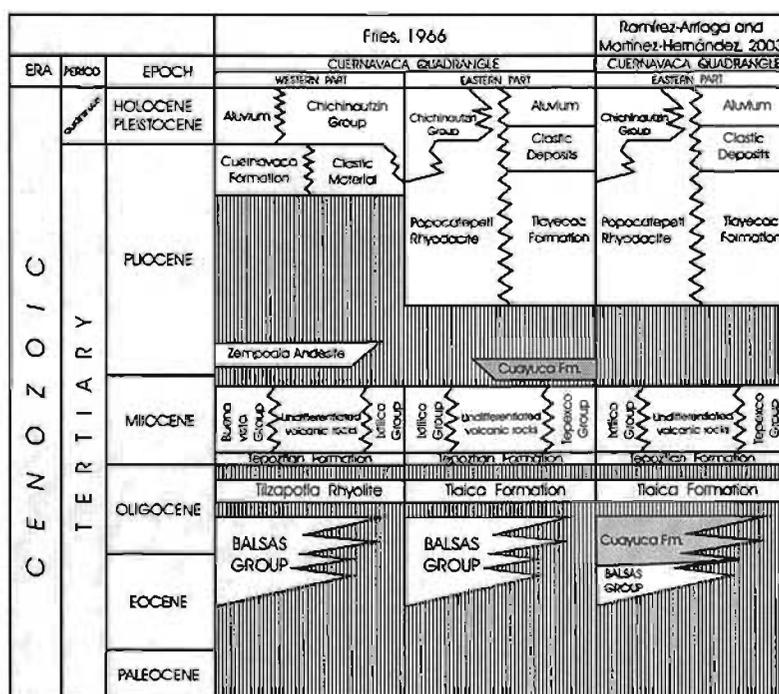


Figure 1. Old regional stratigraphic schema (Fries, 1966). Note that the position of Cuayuca Formation is in discussion based on new chronostratigraphic re-assignment of the underlying strata and latter palynostratigraphic results (Ramírez-Arriaga and Martínez-Hernández, 2003)./Antiguo esquema estratigráfico regional (Fries, 1966). Nótese que la posición de la Formación Cuayuca está en discusión a partir de las nuevas asignaciones cronoestratigráficas de los estratos infrayacentes y los recientes resultados palinoestratigráficos (Ramírez-Arriaga y Martínez-Hernández, 2003).

A systematic study of the palynological contents of Cuayuca Formation is presented for five evaporitic sections near the village of Cuayuca ($18^{\circ}32'52''N$; $18^{\circ}36'W$) and three, at Izúcar de Matamoros locality ($18^{\circ}36'41''N$; $98^{\circ}29'23''W$), state of Puebla, southern México

(Fig. 2). This study is part of the Doctoral Thesis of one of the authors (E. Ramírez-Arriaga) and its main objective is to give a suitable chronostratigraphic assignment of Cuayuca Formation and to correlate these new results with those published for the Balsas Group (Paleocene – Middle Oligocene) from central Mexico (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1999).

The Cuayuca Formation yielded a diverse and well preserved terrestrial palynoflora consisting mainly of angiosperm pollen grains, spores of pteridophyte and bryophyte and gymnosperms pollen, to show the diversity of the palynological assemblages, a systematic treatment will be presented in several contributions. This first one comprises, the taxonomic descriptions of trilete spores, monolete spores and gymnosperm pollen grains.

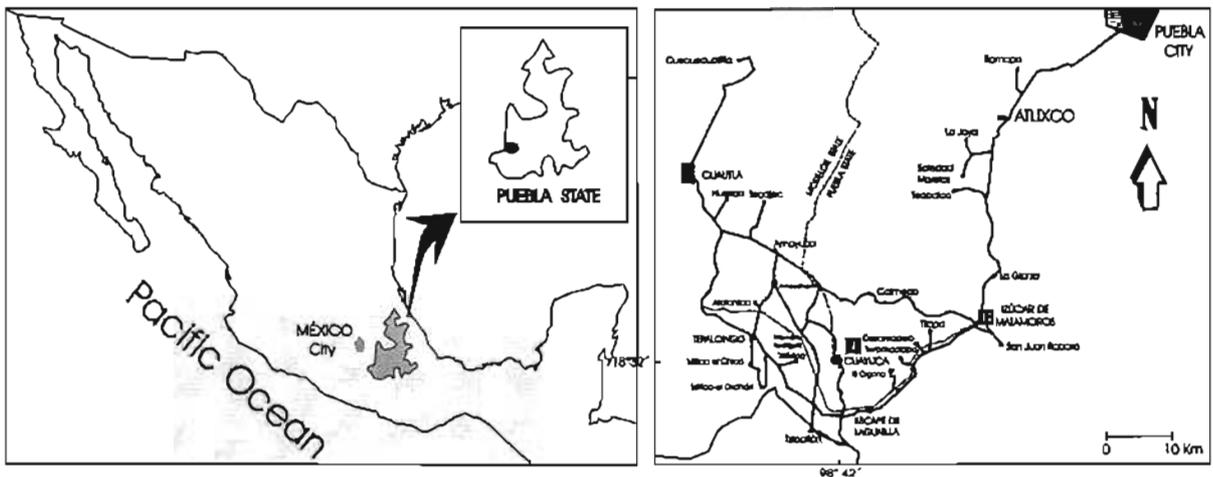


Figure 2. Location map of the studied area showing the sampled sections, State of Puebla, Mexico. I. Principal section, sections "A" and "B", Tzompaguacan and Lagunilla (all of them near Cuayuca village). II. Section "H", section "F" and second section at Izúcar de Matamoros. / Mapa de ubicación del área estudiada mostrando las secciones muestreadas, Estado de Puebla, México. I. Sección Principal, sección "A" y "B", Tzompaguacan y Lagunilla (todas en cercanías de la Villa de Cuayuca). II. Sección "H", sección "F" y segunda sección de Izúcar de Matamoros

Materials and methods

A total of forty nine samples from eight sections were collected and twenty one of them yielded palynomorphs. All samples were processed by standard methods and slides are housed at the Laboratory of Palynology of the Institute of Geology, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

The geologic columns of the eight sections studied and the stratigraphic position of each collected sample are shown in figures 3 and 4. The designation of samples corresponds to the system used for palynologic fossil collections (Pb) of the Institute of Geology, Universidad Nacional Autónoma de México.

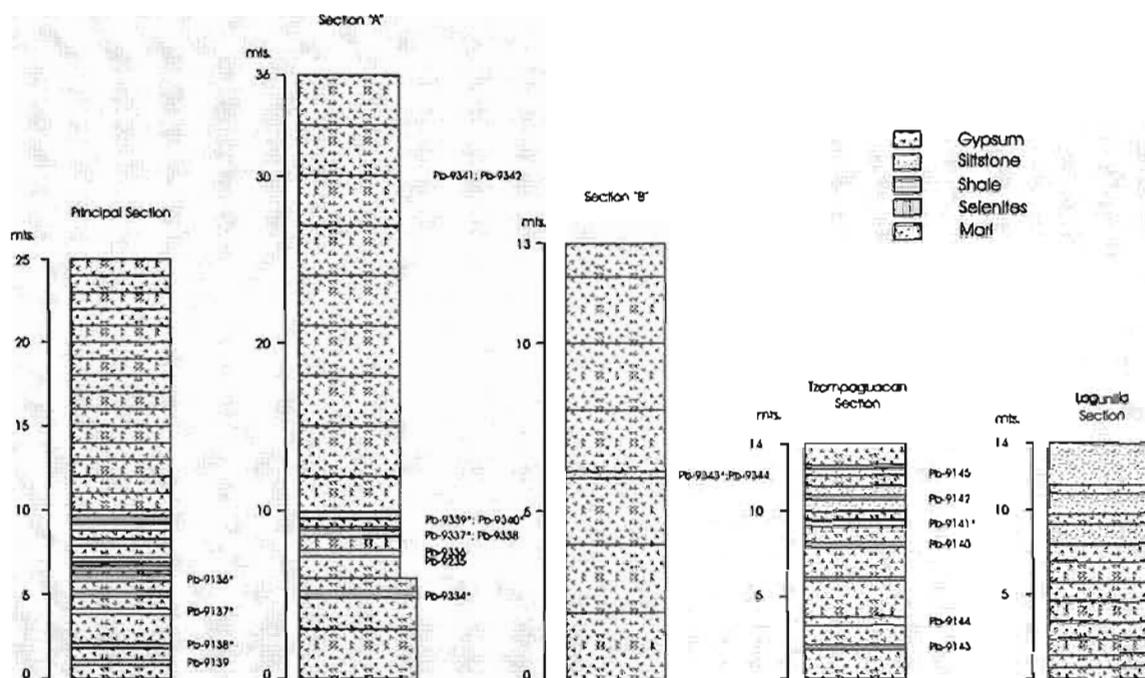


Figure 3. Stratigraphic sections of Cuayuca Formation near Cuayuca village./ Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca en cercanías de la Villa de Cuayuca.

The study and the description of the specimens were made with a Zeiss photomicroscope. The terminology of Punt *et al.* (1994) is followed for sculpture and exine morphology. Erdtman's (1952) terminology is used for exinal layers. Bisaccate pollen grains were measured according to the scheme of Kappe *et al.* (2000). Finally, occurrences of taxa are assigned following a semi-quantitative classification: single or unique (one specimen only); rare (2-4); common (5-20); frequent (21-70); abundant (70-120) and dominant (>100 specimens); modified from El Beialy (1998).

By determining the botanical affinities of the palynomorphs to the extent for Paleogene plant microfossils, a paleofloristic reconstruction of the Tertiary of Mexico will be possible.

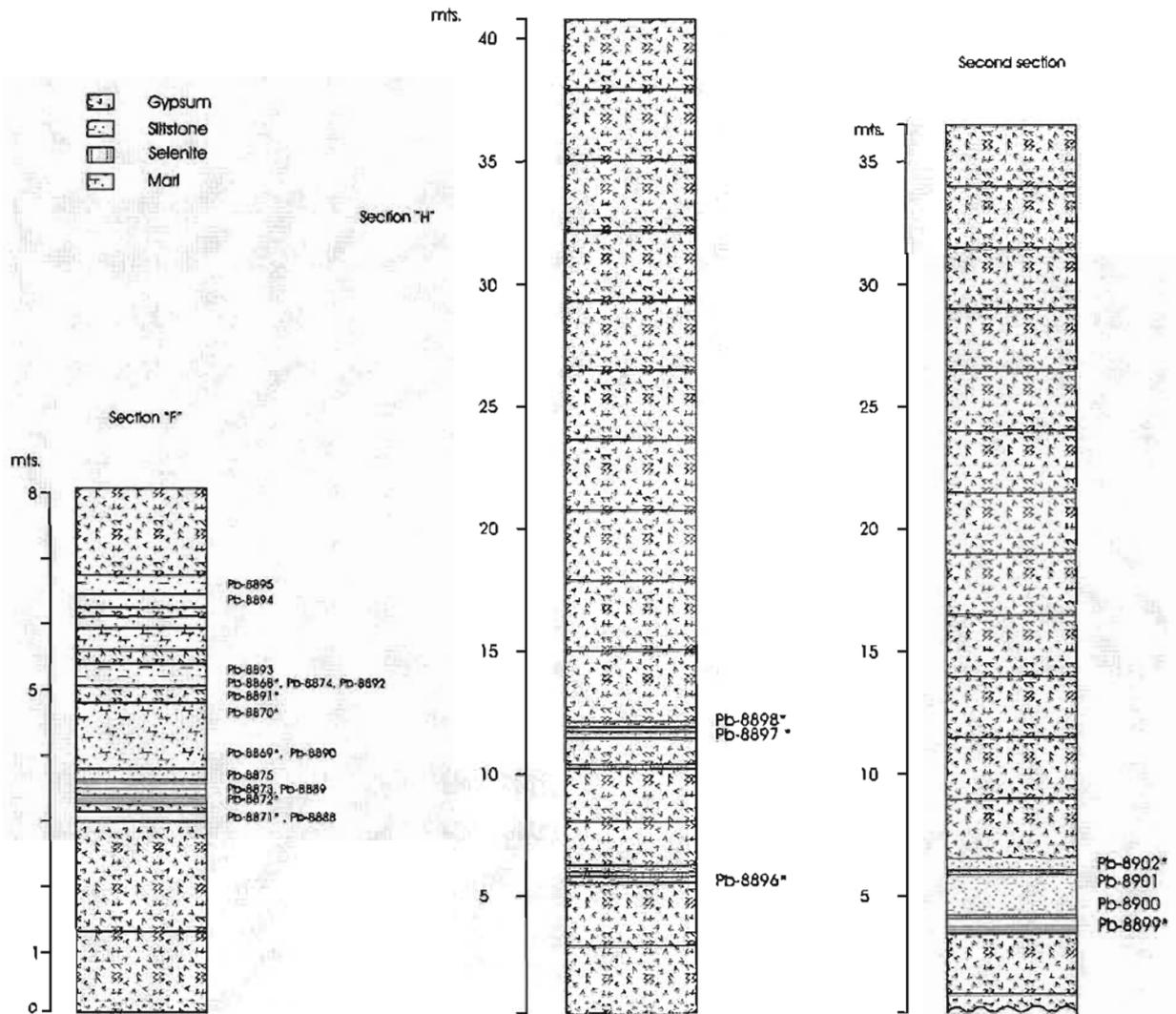


Figure 4. Stratigraphic sections of Cuayuca Formation at Izúcar de Matamoros./ Secciones estratigráficas de la Formación Cuayuca en Izúcar de Matamoros.

Taxonomic list

Taxa encountered are presented in alphabetic order under each category, emphasizing with an asterisk those taxa which are described in this paper.

a. Pteridophytes and Bryophytes

a.1 Trilete spores

**Cicatricosisporites doregensis* Potonié and Gelletich 1933 (Figure 5. A-C)

**Deltoidospora* sp. (Figure 5. I)

**Foveotriletes* sp. (Figures 5. D-F)

**Leptolepidites* sp. (Figure 5. J)

**Lusatisporis dettmannae* (Drugg) Srivastava 1972 (Figure 5. G-H)

**Retitriteles* sp. (Figure 6. A)

**Stereigranisporis* aff. *granula* (Krutzsch and Sontag) Kedves 1982 (Figures 6. B, C, E)

**Verrucingulatisporites* sp. (Figure 6. F)

a.2 Monolete spores

Laevigatosporites sp.

* *Polypodiisporites* cf. *favus* (Potonié) Potonié 1956 (Figure 6. D)

**Polypodiisporites* sp. 1 (in this paper) (Figure 6. H)

b. Gymnosperm pollen

b.1 Bisaccates

Piceapollis sp.

**Pinuspollenites* sp. (Figure 6. J)

**Pityosporites* sp. (Figure 6. I)

b.2 Poliplicates

**Ephedripites* (*Distachyapites*) *claricristatus* (Shakhmundes) Krutzsch 1970 (Figures 6. K-L)

**Ephedripites* aff. *krempii* Kedves 1977 (Figure 6. P)

**Ephedripites* aff. *viesenensis* Krutzsch 1961 (Figure 6. N-O)

**Ephedripites* sp.1 (in this paper) (Figure 6. G)

b.3 Inaperturates

* *Cupressacites* spp. (Figure 6. M)

Systematic descriptions

Trilete spores

Genus *Cicatricosisporites* Potonié and Gelletich 1933

Type species. *Cicatricosisporites dorogensis* Potonié and Gelletich 1933

Cicatricosisporites dorogensis Potonié and Gelletich 1933

Figure 5. A-C

Description. Monad, heteropolar, radiosymmetric. Trilete, amb subtriangular with rounded apices. Laesurae $\frac{3}{4}$ or more of spore radius. Exine 2.6-4 μm thick; sculpture canaliculated or cicatricose comprising one set of parallel muri in distal view and 3 sets of parallel muri in

proximal view. Muri sinuous $3.8\mu\text{m}$ ($1.6\text{-}5\mu\text{m}$) thick and sometimes anastomosed. There are also spores with degraded sporoderm that appear foveolate with a thinner exine ($1.6\mu\text{m}$ thick).

Dimensions. Equatorial axis = $59.2\mu\text{m}$ ($31.2\text{-}77\mu\text{m}$) based on 15 specimens.

Studied material. Section: "F" of "Izúcar de Matamoros". Samples: Pb-8870(6A): 106.5/16, 97.5/19, 93.2/17.6, 100.9/16.6; Pb-8870(1A): 86.8/14.6, 94.6/19.8, 96.5/8.7; Pb-8869(19): 107.1/8.7, 99.2/2.2, 104.6/20.5, 104.6/19.6, 107.5/7.7; Pb-8869(8): 101.7/13, 107.9/14.8.

Occurrence. common (Pb-8869).

Previous records. Mexico – Middle Eocene, San Ignacio and Colombia, Tamaulipas (Martínez-Hernández *et al.*, 1980); Eocene-Oligocene, Esperanza Group, Chiapas (Tomasini-Ortiz and Martínez-Hernández, 1984). From Miocene, Chiapas, Palacios and Rzedowski (1993) found different types of *Cicatricosisporites*, two of them probably similar to the Cuayuca Formation specimens (unfortunately they are not illustrated clearly). North America – *C. dorogensis* was recorded from the Late Paleocene, Silverado Formation from California (Gaponoff, 1984), found it at Rockdale lignite (Elsik 1968), Middle Eocene, Claiborne Group, Texas (Elsik, 1974); Late Eocene Jackson Group, Mississippi and Alabama (Frederiksen, 1980). South America – Middle Eocene to Oligocene, Brasil (Regali *et al.*, 1974; Lima *et al.*, 1991). Europe – Late Paleocene into Eocene, Hungary (Potonié and Gelletich, 1933); Early Eocene, Belgium (Kruttsch and Vanboorne, 1977); Middle Eocene, Messel near Darmstadt (Thiele-Pfeiffer, 1988).

Botanical affinity. Related to *Anemia mexicana* Klotzsch and *A. dregeana* Kze. Canalculated sculpture occurs in the subgenera *Coptophyllum* and *Anemirhiza* (Dettmann and Clifford, 1992).

Genus *Deltoidospora* Miner 1935

Type species. *Deltoidospora halli* Miner 1935

Deltoidospora sp.

Figure 5. I

Description. Monad, heteropolar, radiosymmetric. Trilete, amb subtriangular with rounded apices. Laesurae $\frac{3}{4}$ or more of spore radius. Exine $0.5\text{-}1\mu\text{m}$ thick, psilate and usually folded.

Dimensions. Equatorial axis = $43.3\mu\text{m}$ ($36\text{-}58\mu\text{m}$), based on 15 specimens measured.

Studied material. Sections "A", "B" and principal section of Cuayuca; "F" and "H" of Izúcar de Matamoros. Samples: Pb-9334(4): 96.2/7, 100.7/10.3, 96.9/12.2, 97/12, 98.7/12.5,

98.7/12.5, 105.1/13.2, 95.8/15.2, 95.9/15.9, 104.2/16.4, 91.2/16.3, 94.4/18, 96.5/18.9, 93.2/9.3, Pb-9340, Pb-9343, Pb-9136, Pb-9138, Pb-8869, Pb-8898, Pb-8897, Pb-8896.

Occurrence. unique (Pb-8897, Pb-9136); rare (Pb-9343, Pb-9138); frequent (Pb-9334, Pb-9340); common (Pb-8896, Pb-8898, Pb-8870).

Previous records. This genus is of worldwide distribution in the Mesozoic and Cenozoic. Mexico - Late Eocene into Early Oligocene, Pie de Vaca Formation, Puebla (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1999); Early Eocene – Early Oligocene age of La Trinidad and La Quinta Formations (Tomasini-Ortiz and Martínez-Hernández, 1984); Oligocene-Miocene, La Quinta Formation (Biaggi, 1978); Middle to Late Miocene, Ixtapa Formation, Chiapas (Martínez-Hernández, 1992); Miocene, Pichucalco, Chiapas (Palacios and Rzedowski, 1993).

Botanical affinity. Cyatheaceae

Genus *Foveotriletes* van der Hammen 1955 ex Potonié 1956

Type species. *Foveotriletes scrobiculatus* Potonié 1956

Foveotriletes sp.

Figures 5. D-F

Description. Monad, heteropolar, radiosymmetric. Trilete, amb triangular with rounded apices, margin lobate. Laesurae $\frac{3}{4}$ or more of spore radius. Exine 1.6-2.4 μ m thick, heterofoveolate; in distal face the biggest foveolae 2.4-4 μ m in diameter, sometimes two or three foveolae are grouped and surrounded by small ones, with 0.8 μ m in diameter or less. At proximal face one to five foveolae 0.8 – 2.4 μ m in diameter are clustered.

Dimensions. Equatorial axis = 40 μ m (one specimen measured)

Studied material. Section: "A" of Cuayuca. Sample: Pb- 9334 (4): 92.5/13.2

Occurrence. unique (Pb-9334).

Comparison. *Foveotriletes* sp. is different to *F. verrucosus* from the Late Oligocene-Early Miocene of New Zealand because the latter has a exine of 3-5,5 μ m, foveolae up to 9 μ m wide in distal view and a distinctive verrucate proximal side (Pocknall and Mildenhall, 1984).

Previous records. Mexico – Oligocene into Miocene, La Quinta Formation, Chiapas (Biaggi, 1978); Pliocene, Paraje Solo Formation, Veracruz (Graham, 1979).

Botanical affinity. Related with *Sphaeropteris* or *Trichipteris* (Graham, 1979).

Genus *Leptolepidites* Couper 1953**Type species.** *Leptolepidites verrucatus* Couper 1953*Leptolepidites* sp.

Figure 5. J

Description. Monad, heteropolar, radiosymmetric. Trilete, amb triangular with rounded apices, margin lobate. Laesurae 2/3 of spore radius. Exine 1.6-3.2 μm thick, heteroverrucate in proximal and distal pole, verrucae with diameter of 0.8-3.2 μm . Scultural elements lightly smaller in proximal face.

Dimensions. Equatorial axis = 30.7 μm (22.4-36.8 μm) based on thirteen specimens measured.

Studied material. Sections: "A" of Cuayucu, Tzompaguacan and "F" of Izúcar de Matamoros. Samples: Pb-9334, Pb-9141, Pb-8870, Pb-8869(19NF): 96.4/4.4, 99.6/4, 115.7/6.6, 115/14.9, 97/18.5, 111.3/17, 107.2/11.5, 111.7/10.5, 101.2/10.3, 109.6/9.8, 107.3/7.4, 111.3/2.3, 99.4/14.8.

Occurrence. single (Pb-9141); rare (Pb-9334); frequent (Pb-8869, Pb-8870).

Botanical affinity. Spores of the genus *Leptolepidites* are related to the families Lycopodiaceae/Selaginellaceae.

Genus *Lusatisporis* Krutzsch, 1963**Type species :** *Lusatisporis punctatus* Krutzsch 1963*Lusatisporis dettmannae* (Drugg) Srivastava 1972

Figure 5. G-H

Description. Monad, heteropolar, radiosymmetric. Trilete, amb subtriangular with rounded apices. Exine 0.8 μm thick. Laesurae extending to flange with lips. Flange membranous and granular, formed by the separation of the exoexine from the intexine at the equator of 4-5 μm wide.

Dimensions. Equatorial axis = 42 μm (38-48 μm) based on four specimens measured including flange.

Studied material. Sections: "A" of Cuayucu and "H" of Izúcar de Matamoros. Samples: Pb-9334(4): 104.4/13.3, 103.2/17.7, 103.2/15, Pb-9340(1): 99.4/7.7, Pb-8898.

Occurrence. Single (Pb-8898); rare (Pb-9334); common (Pb-9340).

Botanical affinity. Related to the genus *Selaginella*.

Previous records: Mexico - Late Eocene into Early Oligocene, Pie de Vaca Formation, Puebla (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1999).

Genus *Retitriletes* Pierce emend. Döring, Krutzsch, Mai and Schulz in Krutzsch 1963

Type species . *Retitriletes globosus* Pierce 1961

Retitriletes sp.

Figure 6. A

Description. Monad, heteropolar, radiosymmetric. Trilete, amb subtriangular with rounded apices. Exine 2µm thick, reticulate at the proximal and distal face. Lumina 2 - 4 µm in diameter and muri 0.8 - 1 thick. Laesurae 2/3 of spore radius.

Dimensions. Equatorial axis = 68.9µm (59 - 84µm) based on five specimens measured.

Studied material. Section: "A" of Cuayuca, Tzompaguacan. Samples: Pb-9334(4): 103/13.4, 100.5/15.8, 100.5/18.3, 101.6/20.7, Pb-9334(5): 106.7/15.8, Pb-9141. **Occurrence.** common (Pb-9334).

Previous records: Mexico - Late Eocene into Early Oligocene, Pie de Vaca Formation, Puebla (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1999).

Botanical affinity. Comparable with certain spores of Lycopodiaceae family.

Genus *Stereigranisporis* (Krutzsch) Kedves 1982

Type species . *Stereigranisporis granula* (Krutzsch and Sontag) Kedves 1982 (in Kedves and Russell 1982) *ibid.* *Stereisporites* subgenus *Stereigranisporis granulus* Krutzsch and Sontag 1963 (in Krutzsch 1963)

Stereigranisporis aff. *granula* (Krutzsch and Sontag) Kedves 1982

Figures 6. B, C, E

Description. Monad, heteropolar, radiosymmetric. Trilete, amb subtriangular often with rounded thickened at the radial corners, but the corners are angular. Laesurae ¾ or more of spore radius. Exine 1.6-2.4µm thick; sculpture verrucate in proximal and distal face. Verrucae from 0.5 - 2 µm, that make the outline sinuous.

Dimensions. Equatorial axis = 20.4µm (16.8-27.2µm) based on 10 specimens measured.

Studied material. Sections: Tzompaguacan and "F" of Izúcar de Matamoros. Samples: Pb-8869(8): 100.3/2, 109.8/9.4, 106.4/17.4, 107.8/14, 108.8/6.2, Pb-9141

Occurrence. unique (Pb-9141); abundant (Pb-8869); dominant (Pb-8870).

Remarks. *S. aff. granula* and *S. granula* have similar dimensions although *S. aff. granula* could be smaller than *S. granula* and they exhibit a verrucose sculpture that overlaps onto and spreads over the proximal face showing a weakly differentiated contact area.

Previous records. Mexico - Eocene, Claiborne Formation, Tamaulipas (Martínez *et al.*, 1980).

Botanical affinity. Bryophyta.

Género *Verrucingulatisporites* Kedves 1961

Type species. *Verrucingulatisporites verrucatus* Kedves 1961
Verrucingulatisporites sp.

Figure 6. F

Description. Monad, heteropolar, radiosymmetric. Trilete, amb triangular with rounded apices. Exine 1.2 μm thick with cingulum verrucate of 4 μm thick. Distal face with verrucae from 2.4 to 3.4 wide and verrucae from the proximal face of 1.6 μm wide, some specimens present microechinae. Laesura undulate extending to the equator.

Dimensions. Equatorial axis = 24.1 μm (16.8-28.8 μm) based on five specimens measured.

Studied material. Section: "F" of Izúcar de Matamoros. Sample: Pb-8869(8A): 94.6/4.2, Pb-8869(19): 116.4/11.7, 113.6/8.5, 99.8/6.6, 104.7/21

Occurrence. common (Pb-8869); frequent (Pb-8870)

Previous record. Miocene, Pichucalco, Chiapas (Palacios and Rzedowski, 1993).

Botanical affinity. Related with some species of *Pteris*.

Monolete spores

Genus *Polypodiisporites* Potonié 1931 in Potonié and Gelletich 1933 ex Potonié 1956

Type species. *Polypodiisporites favus* Potonié 1931 ex Potonié 1956

Polypodiisporites cf. *favus* (Potonié) Potonié 1956

Figure 6. D

Description. Monad, heteropolar, bilateral symmetry. Monolete, bean shape. Exine 1-2 μm thick, verrucate with negative reticula. Verrucae with diameter between 0.8 to 3 μm . Laesurae $\frac{3}{4}$ or more of spore length.

Dimensions. Major equatorial axis = 50.4 μm (42-58 μm), minor equatorial axis = 34 μm E.P. = 30.3 μm (26-35 μm) based on five specimens measured.

Studied material. Sections: "A" and "B" of Cuayuca; "F" of Izúcar de Matamoros. Samples: Pb-9340(1): 99.1/12.7; Pb-9334(4): 99/10.4, 96.1/16.3, 106.6/9.3, 104.1/22.3, Pb-9343

Occurrence. rare (Pb-9340, Pb-9334, Pb-9343).

Remarks. *Polypodiisporites* cf. *favus* is similar to *P. favus*, in some characteristics as negative reticulum and size spore, in contrast *P. favus* has outline clearly undulating due to verrucae, meanwhile *Polypodiisporites* cf. *favus* has small flat verrucae showing an outline slightly undulating. A similar taxa (*Polypodiisporites* cf. *P. favus* in Tomasini and Martínez-Hernández, 1984) was reported at the upper Oligocene, Chiapas, Mexico. It was characterized by low sculptured elements from 1 to 3µm wide.

Botanical affinity. Related to the family Polypodiaceae.

Polypodiisporites sp.1
Figure 6. H

Description. Monad, heteropolar, bilateral simetry. Monolete, bean shape. Exine verrucate to rugulate. Laesurae $\frac{3}{4}$ or more of spore length. Rugulae of 3µm wide and 3-8µm in maximum length.

Dimensions. Polar axis = 25.5µm (20-34µm) ; Equatorial axis = 38.3µm (31-45µm) based on four specimens measured.

Studied material. Section: "A" of Cuayuca. Sample: Pb-9334(4): 100.9/21.9, 90.7/19.2, 95/19.3, 98/19.1.

Occurrence: rare (Pb-9334).

Remarks. *Polypodiisporites* sp.1 is different from *Polypodiisporites* cf. *favus* because the first one exhibits a verrucate – rugulate exine meanwhile *P. cf. favus* has a verrucate exine forming a negative reticulum. A similar species was cited as *Verrucatosporites* sp. at the Eocene of Tamaulipas, Mexico (Martínez-Hernández , *et al.*, 1980: fig. 5-d). **Botanical affinity:** Polypodiaceae.

*Pollen grains**Gymnosperms***Bisaccates**

Genus *Pinuspollenites* Raatz 1937 ex Potonié 1958

Type species. *Pinuspollenites labdacus* (Potonié) Raatz ex Potonié 1958

Pinuspollenites sp.

Figure 6. J

Dimensions. The specimens were measured in polar and equatorial view.

At equatorial view: Height of body 27.3 μ m (21.6-34 μ m). Width of body 43.5 μ m (32-46.4 μ m). Height of saccus 24.2 μ m (19-30 μ m). Width of saccus 20.4 μ m (12-32 μ m).

At polar view: Length of body 37.1 μ m (32-44). Width of body 42.2 μ m (33-53 μ m). High of saccus 38.5 μ m (32.8-42 μ m). Width of saccus 24.5 μ m (16.8-32 μ m).

Principal material studied. Section: "A", "B" and principal section of Cuayuca. "F", "H" and second section of Izúcar de Matamoros. Samples: Pb-9136, Pb-9138, Pb-9340, Pb-9337, Pb-9334(4): 96.7/3.8, 103.1/5.7, 101.2/7.4, 94.1/8, 98/13.5, 97/13.7, P-9343, Pb-9147, Pb-8891, Pb-8870, Pb-8872, Pb-8871, Pb-8898, Pb-8896.

Occurrence. unique (Pb-9337, Pb-9136, Pb-8902, Pb-8891); rare (P-9343, Pb-8897, Pb-8871); common (Pb-9147, Pb-8896, Pb-8870, Pb-8872), frequent (Pb-9138, Pb-9334, Pb-9340, Pb-8898); dominant (Pb-9138; Pb-9334, Pb-9340).

Previous records. *Pinuspollenites* is a taxa very common throughout the Tertiary. Mexico - Late Eocene into Early Oligocene, Pie de Vaca Formation, Puebla (Martínez-Hernández and Ramírez- Arriaga, 1999); Oligocene, San Gregorio Formation, Baja California Sur (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1996); Oligocene-Miocene, Chiapas (Langenheim *et al.*, 1967; Biaggi, 1978); Neogene (Graham, 1975; Martínez-Hernández, 1992 and Palacios and Rzedowski, 1993).

Botanical affinity. *Pinus*

Genus *Pityosporites* Seward 1914

Type species . *Pityosporites antarcticus* Seward 1914

Pityosporites sp.

Figure 6. I

Dimensions. The six specimens were measured in polar view. Length of the body 20.3µm (14-27µm). Width of the body 22.2µm (15-27µm). High of saccus 17.9µm (12-16µm). Width of saccus 12.9µm (11-20µm).

Studied material. Section: "A" of Cuayuca. Sample: Pb-9334: 108.1/5.8, 113.5/7.7, 103.6/18, 100.2/20.3, 103.2/22.8, 94.3/15.5

Occurrence. common (Pb-9334).

Botanical affinity. *Pinus*

Polyplicates

Genus *Ephedripites* Bolkhovitina 1953

Type species . *Ephedripites mediolobatus* Bolkhovitina 1953

Remarks. Many authors have discussed about the assignment of Ephedra-like dispersed pollen to the genus *Equisetosporites* or *Ephedripites*. Pocock (1964) concluded that *Equisetosporites* should be accepted for fossil pollen attributed to the family Ephedraceae. Muller (1968) considered to restrict *Equisetosporites* only to Triassic forms similar to the type specie of this genus. Frederiksen *et al.* (1983, p.30) proposed the use of *Ephedra* for grains that are assumed to be produced by this modern genus and *Ephedripites* to those that having similar morphology to *Ephedra*, may well not belong to it. Balme (1995, p.212) based on the ultrastructural study carried out by Zavada (1984) suggested to retain *Ephedripites* as a general category for poliplicate pollen. However he remarked that in the absence of ultrastructural evidence, the assessment of its botanical affinity is not confidently. The criterion of Balme (1995) is followed in this contribution.

Ephedripites (Distachyapites) claricristatus (Shakhmundes) Krutzsch 1970

Figures 6. K-L

Description. Monad isopolar, radiosymmetric, prolate. Poliplicate. Exine tectate, psilate 1 μm thick. Valley with branched endofissurae. Four or five ridges with irregular edges, distance between ribs 8-12 μm .

Dimensions. Polar axis = 43 μm (38-48 μm); Equatorial axis = 20.7 μm (19-25 μm) based on four specimens measured.

Studied material. Section: "A" of Cuayuca. Sample: Pb-9340(4): 96.6/20.5, 97.2/15.3, 92.2/14.7.

Occurrence. common (Pb-9340)

Previous records. Mexico – Late Eocene into Early Oligocene, Pie de Vaca Formation, Puebla (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1999). North America – Eocene to Holocene, Golf Coast (Fairchild and Elsik, 1969); Middle Eocene to Early Oligocene, Golf Coast (Frederiksen, 1988); Late Eocene, Jackson Group (Frederiksen, 1980); Middle Eocene, San Diego, California (Frederiksen *et al.* 1983). Argentina - Middle Miocene, "Serie el Yeso", San Juan province (Barreda *et al.*, 1998); Early Miocene, Chenque Formation, Chubut and Santa Cruz provinces (Barreda, 1997a); Oligocene - Early Miocene, San Julián and Monte León Formations, Santa Cruz province (Barreda, 1997b, Barreda and Palamarczuk, 2000a; Barreda and Palamarczuk, 2000b); Early Miocene, Chinchas Formation (Ottone, *et al.*, 1998).

Botanical affinity. Probably related to *Ephedra distachya* L. and *Ephedra nevadensis* S.Wats.

Ephedripites aff. *krempii* Kedves 1997

Figure 6. P

Description. Monad, isopolar, radiosymmetric, prolate. Poliplicate, amb ellipsoidal. Exine tectate – psilate 1-1.5 μm thick. Six or seven ridges with straight edges, with a distance of 4-5 μm between them.

Dimensions. Polar axis = 33.6 μm (32-35 μm) ; Equatorial axis = 12.6 μm (12-14 μm) based on three specimen measured.

Studied material. Section: "A" of Cuayuca. Sample: Pb-9340(4): 89.2/19, 95.2/18.3, 99.6/16.8.

Occurrence: common (Pb-9340)

Remarks. *E. aff. krempii* has some similar characteristics to *E. krempii* (Kedves, 1997) as the number of ridges, the psilate exine and the thickness of the exine. Nevertheless, the distance between ridges is bigger in *E. aff. krempii* (4 - 5 μ m) than in *E. krempii* (2 - 3.5 μ m), perhaps could be the result of a difference in the preservation.

Previous records. Mexico – Late Eocene into Early Oligocene, Pie de Vaca Formation, Puebla (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1999). Eocene – Oligocene, Esperanza Group, Chiapas (Tomasini-Ortiz and Martínez-Hernández, 1984). Argentina - Late Paleocene into Early Eocene, Rio Chico Formation (Lema *et al.*, 1999).

Botanical affinity. *Ephedra*.

Ephedripites aff. viesenensis Krutzsch 1961
Figure 6. N-O

Description. Monad, isopolar, radiosymmetric, prolate. Polyplicate, amb ellipsoidal. Exine tectate - psilate 1 μ m thick, the exine is thicker at the ridges. Twelve ridges with straight edges are present, with a distance of 3 μ m between edges.

Dimensions. Polar axis = 34 μ m (29-38 μ m); Equatorial axis = 17.6 μ m (17-19 μ m) based on three specimen measured.

Studied material. Section: "A" of Cuayuca. Sample: Pb-9340(4): 90.3/16.9, 97.3/15, 100.4/15.4

Occurrence. common (Pb-9340)

Remarks: *E. aff. viesenensis* share some characteristics with *E. viesenensis* (Kedves, 1997) as the number of the ridges, the psilate exine and the thickness. In contrast, *E. viesenensis* exhibits a shorter distance between ridges (0.7 μ m) than in *E. aff. viesenensis* (3 μ m).

Botanical affinity. *Ephedra*.

Ephedripites sp.1

Figure 6. G

Description. Monad, isopolar, radiosymmetric, prolate. Polyplicate, amb ellipsoidal. Exine tectate – psilate 0.8µm thick. Seven to eight ridges with undulate edge and distance between them of 3µm.

Dimensions. Polar axis = 19µm ; Equatorial axis = 11µm based on one specimen measured.

Studied material. Section: “A” of Cuayuca. Sample: Pb-9340(4): 92.4/15.7

Occurrence. Unique (Pb-9340)

Remarks. *E.* sp.1 is the shortest (respect to the polar axis) polyplicate pollen grain found in the studied assemblages and it has undulated ridges, while *E.* aff. *viesenensis* and *E.* aff. *krempii* present almost straight ridges.

Botanical affinity. *Ephedra*.

Inaperturates

Genus *Cupressacites* Bolkhovitina (1956) ex 1960 emend. Krutzsch 1971

Type species: *Cupressacites russeus* Bolkhovitina ex Krutzsch 1971

Cupressacites sp.

Figure 6. M

Description. Monad, apolar, radiosymmetric. Inaperturate, tectate, supramicroverrucate. Exine 0.4 - 1µm thick.

Dimension. Diameter = 30.9µm (29 - 32.8µm) based on two specimens measured. **Studied material.** Sections: “B” of Cuayuca; Lagunilla and “F” of Izúcar de Matamoros Samples: Pb-9343; Pb-8871; Pb-9147(1): 92.8/6.6.

Occurrence. unique (Pb-9343); rare (Pb-9147, Pb-8871).

Previous records. Mexico – Late Oligocene – Early Eocene, Pie de Vaca Formation, Puebla (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1999); Oligocene – Miocene, La Quinta Formation, Chiapas (Biaggi, 1978); Miocene, Pichucalco, Chiapas (Palacios and Rzedowski, 1993). Argentina – Late Miocene, Chenque Formation (Barreda, 1997a).

Botanical affinity. *Cupressus* / *Juniperus* / *Taxodium*.

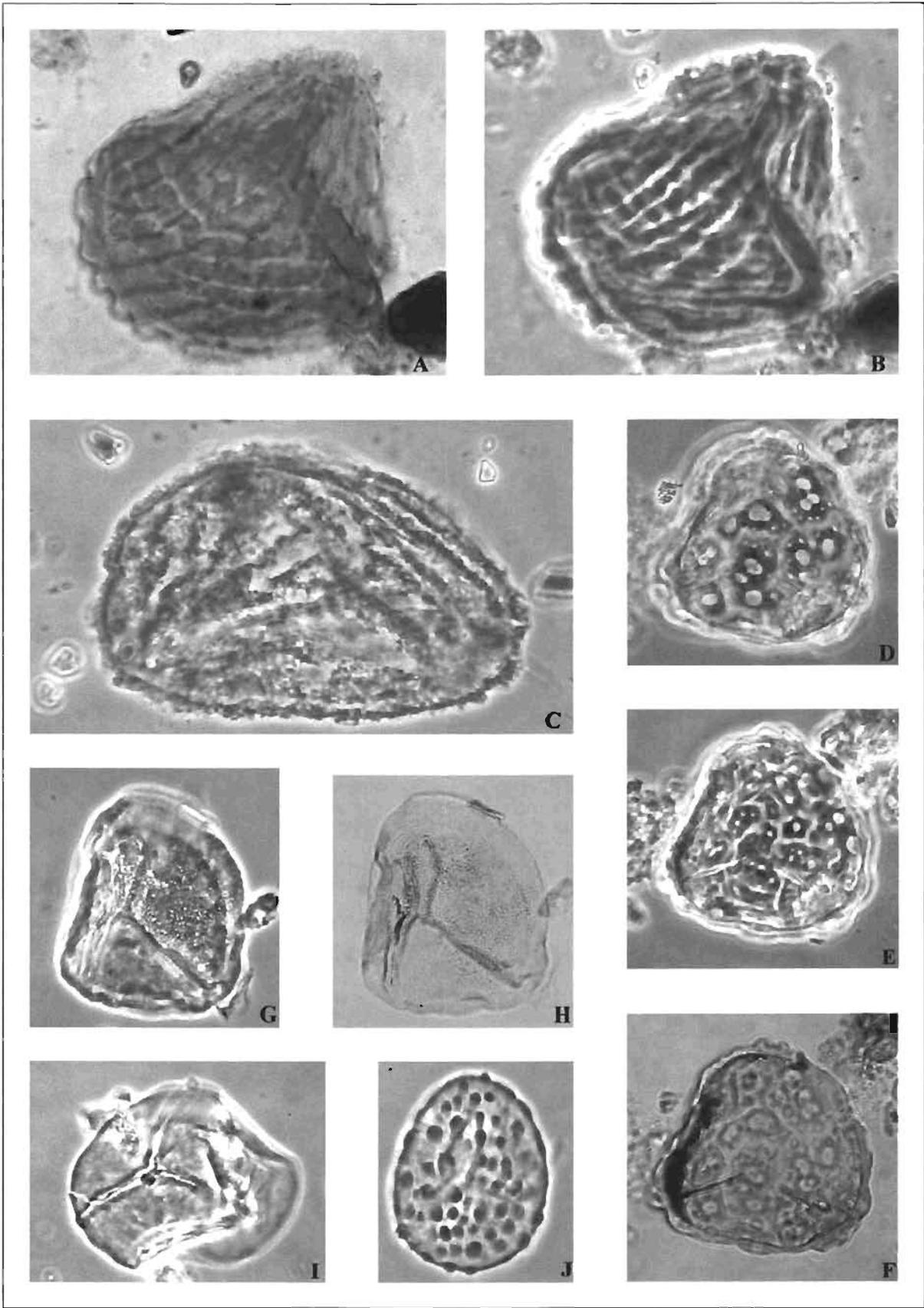


Figure 5

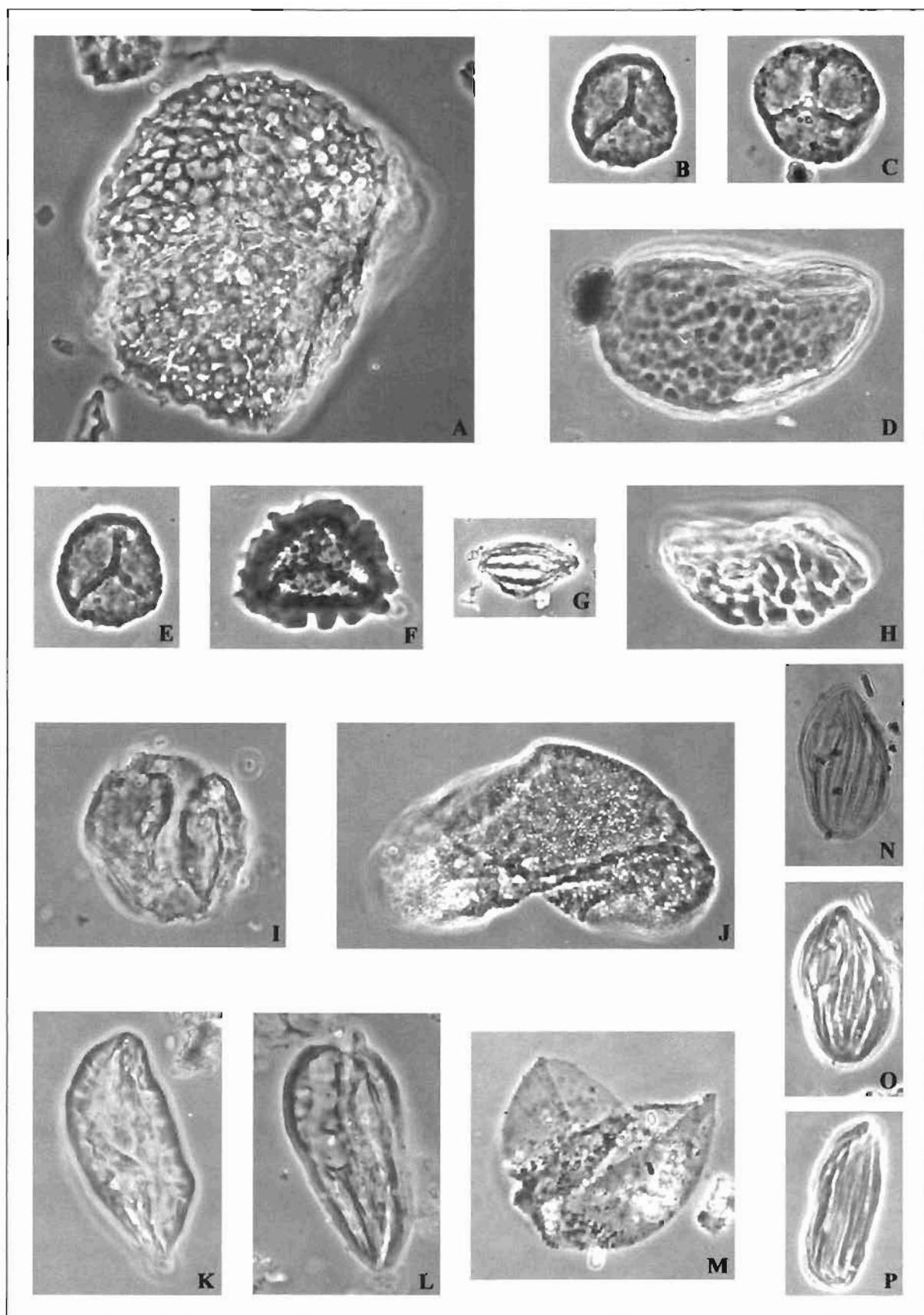


Figura 6

Figure 5. All figures X 1000./ Todas las figuras ampliadas X 1000. A-C, *Cicatricosisporites dorogensis* Potonié and Gelletich. A-B, Pb-8870(6): 106.5/16 IGLUNAM. C, Pb-8869: 92.1/11.5 IGLUNAM. Spore with degraded sporoderm /espora con esporodermo degradado. D-F, *Foveotriletes* sp. Pb-9334(4): 92.5/13.2 IGLUNAM. D, distal face/cara distal; E, proximal face/cara proximal and F, optical photomicrograph/corte óptico G-H, *Lusatisporis dettmannae* (Drugg) Srivastava. Pb-9334(4): 104.4/13.3 IGLUNAM. I, *Deltoidospora* sp. Pb-9334(4): 96.2/7 IGLUNAM. J, *Leptolepidites* sp. Pb88 IGLUNAM.

Figure 6. All figures X 1000. Todas las figuras ampliadas X 1000. A, *Retitriletes* sp. Pb-9334(4): 108.2/11.9 IGLUNAM. B, E, *Stereigranisporis* aff. *granula* (Krutzsich and Sontag) Kedves. Pb-8869(8A): 100.2/13.8 IGLUNAM. C, *Stereigranisporis* aff. *granula* (Krutzsich and Sontag) Kedves. Pb-8869(8A): 87.1/18.7 IGLUNAM. D, *Polypodiisporites* cf. *favus* (Potonié) Potonié. Pb-9334(4): 99/10.4 IGLUNAM. F, *Verrucingulatisporites* sp. Pb-8869(8): 4.2/94.5 IGLUNAM. G, *Ephedripites* sp.1 Pb-9340(4): 92.4/15.7 IGLUNAM. H, *Polypodiisporites* sp. 1 Pb-9334(4): 100.5/6.3. I, *Pityosporites* sp. Pb-9340(1): 110.9/22.4. J, *Pinuspollenites* sp. Pb-9334(4): 91.4/18.8. K-L, *Ephedripites* (*Distachyapites*) *claricristatus* (Shakhmundes) Krutzsich. K, Pb-9340(4): 96.6/20.5 IGLUNAM. L, Pb-9340(4): 97.2/15.3 IGLUNAM. M, *Cupressacites* sp. Pb-9147(1): 92.8/6.6 IGLUNAM. N-O, *Ephedripites* aff. *viesenensis* Krutzsich. Pb-9340(4): 90.3/16.9 IGLUNAM. P, *Ephedripites* aff. *krempii* Kedves. Pb-9340(4): 95.2/18.3 IGLUNAM.

Final considerations

The Cuayuca Formation provided diverse and well preserved palynological associations constituted by more than 96 taxa. The pteridophyte and briophyte spores comprised nearly 13.5 % of the total diversity and the gymnosperms only 7.3 %. Angiosperms are dominant in all the associations.

Taking into account the percentage range for each taxa within the assemblages of the different studied sections, the components of the genus *Stereisporites* were the more representative (19.7-27.8%) among the trilete spores, followed by *Cicatricosisporites dorogensis* (7.7-9.1%), *Leptolepidites* sp. (6.5-8.8%), *Deltoidospora* sp. (3.3 – 8.3%), and *Verrucingulatisporites* sp. (1.9 - 3.1%). *Pinuspollenites* (43.6 - 55.4%) and *Ephedripites* (3.7-13%) were the most abundant gymnosperms in nearly all the sections from Cuayuca and Izúcar de Matamoros, although *Ephedripites* was more frequent at Cuayuca sections.

Aknowledgements

This research is part of the program “Palinoestratigrafía del Grupo Balsas” supported by Dirección General de Asuntos de Personal Académico (DGAPA) with number: IN110798. The first author (E. Ramírez-Arriaga) acknowledges support from the Postgrado de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, which allowed her to

travel to Mendoza, Argentina, for a training visit at Unidad de Paleopalínología, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas.

References

- Balme, B.E. 1995. Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Review of Palaeobotany and Palynology* 87: 81-323.
- Barreda, B. 1997a. Palynomorph assemblage of the Chenque Formation, Late Oligocene?-Miocene from Golfo San Jorge basin, Patagonia, Argentina. Part 2: Gymnosperm and Colpate pollen. *Ameghiniana* 34: 81-92.
- Barreda, B. 1997b. Palinoestratigrafía de la Formación San Julián en el área de playa la Mina (Provincia de Santa Cruz), Oligoceno de la Cuenca Austral. *Ameghiniana* 34: 283-294.
- Barreda, V.D., Gutiérrez, P.R. and Limarino C. O. 1998. Edad y paleoambiente de la "Serie del Yeso", valle del Cura, provincia de San Juan: Evidencias palinológicas. *Ameghiniana* 35: 321-335.
- Barreda, V. and Palamarczuk, S. 2000a. Palinoestratigrafía de depósitos del Oligoceno tardío - Mioceno en el área sur del Golfo San Jorge, Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 37: 103-117.
- Barreda, V. and Palamarczuk, S. 2000b. Estudio palinoestratigráfico del Oligoceno tardío-Mioceno en secciones de la costa patagónica y plataforma continental argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina* INSUGEO, *Serie Correlación Geológica* 14: 103-138.
- Biaggi, R.E. 1978. Palynology and Paleoecology of some Oligo-Miocene sediments from Chiapas, Mexico. Thesis Master of Science. Walla Walla College, California. United States. 92pp. Unpublished
- Bolkhovitina, N.A. 1953. Spores and Pollen characteristic of Cretaceous deposits of central region of the U.S.S.R. - *Trudy Geologicheskogo Instituta Russkoj Akademii Nauk* 145, geol. ser. 61, 1-184.
- Couper, R.A. 1953. Upper Mesozoic and Cainozoic spores and pollen grains from New Zealand. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin* 22: 77pp.
- Dettmann, M.E. and Clifford, T. H. 1992. Phylogeny and biogeography of *Ruffordia*, *Mohria* and *Anemia* (Schizaeaceae) and *Ceratopteris* (Pteridaceae): evidence from *in situ* and dispersed spores. *Alcheringa* 16:269-314.
- El Beialy, S.Y. 1998. Stratigraphic and palaeoenvironmental significance of Eocene palynomorphs from the Rusayl Shale Formation, Al Khawd, northern Oman. *Review of Palaeobotany and Palynology* 102: 249-258.
- Elsik, W.C. 1968. Palynology of a Paleocene Rockdale lignite, Milam County, Texas. I. Morphology and Taxonomy. *Pollen et Spores*. 10: 263-314.
- Elsik, W.C. 1974. Characteristic Eocene Palynomorphs in the Gulf Coast, U.S.A. *Palaeontographica* B 149: 90-111.
- Erdtman, G.E. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. An introduction to palynology.* Volume 1. Angiosperms. Almqvist and Wiksell, 539pp. Stockholm.

- Fairchild W.W. and Elsik W.C. 1969. Characteristic Palynomorphs of the lower Tertiary in the Gulf Coast. *Palaeontographica* B 128: 81-89.
- Frederiksen, N.O. 1980. Sporomorphs from the Jackson Group (Upper Eocene) and Adjacent Strata of Mississippi and Western Alabama. *Geological Survey Professional Papers*. United States Government Printing Office, Washington. 75pp.
- Frederiksen, N.O. 1988. Sporomorphs Biostratigraphy, Floral Changes, and Paleoclimatology, Eocene and Early Oligocene of the eastern Gulf Coast. U.S. *Geological Survey Professional Paper*. United States Government Printing Office, Washington. 101pp.
- Frederiksen, N.O., Carr, D.R., Lowe, G. D., and Wosika, E.P. 1983. Middle Eocene palynomorphs from San Diego, California. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series* 12: 1-157.
- Fries, C. Jr. 1966. Hoja Cuernavaca 14Q-h(8). Resumen de la geología de la Hoja Cuernavaca, Estado de Morelos. Universidad Nacional Autónoma México. Instituto de Geología, *Carta Geológica de México. Serie 1: 100, 000*, mapa con texto.
- Gaponoff, S.L. 1984. Palynology of the Silverado Formation (Late Paleocene), Riverside and orange counties, California. *Palynology* 8: 71-106.
- Graham, A. 1975. Late Cenozoic evolution of tropical lowland vegetation in Veracruz, Mexico. *Evolution* 29: 723-735.
- Graham, A. 1979. *Mortoniodendron* (Tiliaceae) and *Spharopteris/Trichipteris* (Cyatheaceae) in Cenozoic deposits of the Gulf-Caribbean region. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66: 572-576.
- Kapp, R.O., Davis, O.K. and King, J.E. 2000. Pollen and Spores. Second Edition. *American Association of Stratigraphic Palynologists* . 279pp.
- Kedves, M. 1961. Etudes palynologiques dans le Bassin de Dorog—II. *Pollen et Spores* 3: 101-153.
- Kedves, M. 1997. Upper Cretaceous pollen grains from Egypt I. In: Kedves, M. (ed.) *Plant Cell Biology and Development*, 8: 10-33.
- Kedves, M. and Russell, D.E. 1982. Palynology of the Thanetian layers of Menat. The geology of the Menat Basin, France. *Palaeontographica*, Abt.B, Bd.182: 87-150.
- Krutzsch, W. 1961. Über Funde von "ephedroidem" Pollen im deutschen Tertiär. *Geologie* 10: 15-53.
- Krutzsch, W. 1963. *Atlas der mittel - und jungtertiären dispersen sporenund pollen-sowie der mikroplankton- formen des nördlichen mitteleuropas. Lieferung 2: Die sporen der Anthocerotaceae und der Lycopodiaceae*. Volkseigener Betrieb Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin: 141pp.
- Krutzsch, W. 1970. *Monoporate, monocolpate, longicolpate, dicolpate und ephedroide (polylicate) Pollenformen, Lf. VII of Atlas der mittelund jungtertiären dispersen Sporen - und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas*. Volkseigener Betrieb Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin: 175pp.
- Krutzsch, W. 1971. *Atlas der mittel - und jungtertiären dispersen Sporen - und Pollen - sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas. Lief. VI. Coniferenpollen*. Volkseigener Betrieb Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin: 274pp.
- Krutzsch, W. and Vanhoorne, R. 1977. Die pollenflora von Epinois und Loksbergen in Belgien. *Palaeontographica*, Abt. B. 163: 1-110.

- Langenheim J.H., Hackner, B.L. and Bartlett, A. 1967. Mangrove pollen at the depositional site of Oligo-Miocene amber from Chiapas, Mexico. *Botanical Museum Leaflets of the Harvard University*. 21: 289-324.
- Lema H., Busteros A., Papú O. and Sepúlveda E. 1999. Litología y Palinoestratigrafía de la Formación Río Chico en la localidad de Estancia el sauce, Provincia del Chubut, Argentina. *Simposio Paleógeno de América del Sur. Actas Subsecretaría de Minería de la Nación, Servicio Geológico Minero Argentino, Anales* 33: 51-58. Buenos Aires.
- Lima, M.R., Melo, M.S. and Coimbra, A.M. 1991. Palinología de sedimentos da Bacia de São Paulo, Terciário do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista do Instituto Geológico* 12(1/2): 7-20.
- Martínez-Hernández, E. 1992. Caracterización ambiental del Terciario de la region de Ixtapa, Estado de Chiapas – Un enfoque palinoestratigráfico. *Revista del Instituto de Geología* 10: 54-64.
- Martínez-Hernández, E. and Ramírez-Arriaga, E. 1996. Oligocene phosphorite sequence and presence of low biomass vegetation from San Gregorio Fm., Baja California, Mexico. *Nine International Palynological Congress. Houston, Texas, U.S.A. Program and Abstracts*: p. 98.
- Martínez-Hernández E. and Ramírez-Arriaga E. 1999. Palinoestratigrafía de la region de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México – Implicaciones cronoestratigráficas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 16: 187-207.
- Martínez-Hernández, E., Hernández-Campos, H. and Sánchez-López, M., 1980, Palinología del Eoceno en el Noreste de México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Revista*, 4: 155-166 pp.
- Miner, E. L. 1935. Paleobotanical examinations of Cretaceous and Tertiary coals; Part I--Cretaceous coals from Greenland; Part II--Tertiary coals from Montana. *American Midland Naturalist* 16: 585-625.
- Muller, J., 1968. Palynology of the Pedawan and Plateau Sandstone Formations (Cretaceous-Eocene) in Sarawak, Malaysia. *Micropaleontology* 14: 1-37.
- Ottone E.G., Barreda V.D. and Pérez D.J. 1998. Basin Evolution as reflected by Miocene palynomorphs from the Chinchas Formation, frontal cordillera (32°S), San Juan Province, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología*. 30: 35-47.
- Pocock, S.A.J. 1964. Pollen and spores of the Chlamydospermidae and Schizaeaceae from Upper Mannville strata of the Saskatoon area of Saskatchewan. *Grana palynologica* 5: 129-209.
- Palacios, Ch.R. and Rzedowski J. 1993. Estudio palinológico de las floras fósiles del Mioceno inferior y principios del Mioceno medio de la region de Pichucalco, Chiapas. *Acta Botánica Mexicana* 24: 1-96.
- Pierce, R. L. 1961. Lower Upper Cretaceous plant microfossils from Minnesota. *Univ. Minnesota Bulletin of the Minnesota Geological Survey*, 42: 1-86.
- Pocknall D.T. and Mildenhall D.C. 1984. Late Oligocene – early Miocene spores and pollen from Southland, New Zealand. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin* 51: 1-66.
- Potonié, R. 1956. Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae 1. Teil: Sporites: *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch* 23: 1-103.

- Potonié, R. 1958. Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. II. Teil: Sporites (Nachtrage), Saccites, Aletes, Praecolpates, Polyplicates, Monocolpates: *Beihefte zum Geologischen Jahrbuch* 31: 114.
- Potonié, R. and Gelletich, J. 1933. Ueber Pteridophyten-Sporen einer eozänen Braunkohle aus Dorog in Ungarn. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin* 33: 517-528.
- Punt, W., Blackmore, S., Nilsson, S. and Le Thomas, A. 1994. Glossary of Pollen and Spore terminology. LPP Foundation, Utrecht, The Netherlands. 71 pp.
- Ramírez-Arriaga, E. and Martínez-Hernández, E. 2003. Synthesis of Cuayuca Formation and correlation with palynoflora of Balsas Group: Paleogene Lacustrine environments from central of Mexico. American Association of Stratigraphic Palynologists. *Palynology* 27: 264.
- Regali M.S.P., Uesugui, N. and Santos, A.S. 1974. Palinología dos sedimentos Meso-Cenozóicos do Brasil .Parte 1. *Boletim Técnico Petrobrás* 17: 177-191.
- Seward, A.C. 1914. Antarctic fossil plants: Brit. Antarctic ("Terra Nova") Exped., 1910, Nat. History Rept., *Geology*. 1(1): 1-49.
- Srivastava, S.K. 1972. Systematic description of some spores from the Edmonton Formation (Maestrichtian), Alberta, Canada. *Palaeontographica*. B 139: 1-460.
- Thiele-Pfeiffer, H. 1988. Die mikroflora aus dem Mitteleozänen Ölschiefer von Messel bei Darmstadt. *Paleontographica* B. 211: 1-86.
- Tomasini-Ortiz A.C. and Martínez-Hernández, E. Palinología del Eoceno – Oligoceno de Simojovel, Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana* 50: 1-61.
- Zavada, M.S. 1984. Angiosperm origins and evolution based on dispersed pollen ultrastructure. *Annals Missouri Botanical Garden* 71: 444-463.