PALAEOCOROLOGÍA DE ANGIOSPERMAS DE LA FLORA MEXICANA DURANTE EL MESOZOICO Y TERCIARIO. ALGUNAS EVIDENCIAS PALINOLÓGICAS

ENRIQUE MARTÍNEZ HERNÁNDEZ Y ELIA RAMÍREZ ARRIAGA

Laboratorio de Palinología. Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México.
Apdo. Postal 70-275, Ciudad Universitaria, 04510 México D. F., México.

Resumen. La Fitogeografía Histórica esta íntimamente relacionada con los cambios climáticos, y con las modificaciones de los ecosistemas asociados a la tectónica de placas. La información palinoestratigráfica aquí presentada es el resultado del estudio de cuencas sedimentarias desde Baja California hasta Chiapas. La Paleocorología de las angiospermas en nuestro territorio se inicia en el Cretácico Inferior (Barremiano-Aptiano), en la formación «Gran Tesoro» en Durango, en rocas consideradas originalmente como Jurásicas. En esta formación se encuentran granos de polen sulcados, poliplicados (*Jugella*) sensu Srivastava (1994), relacionado con la familia Araceae y la forma género *Tricolpites* cf. *T. minutus* Brenner 1963. En el sur de México también existen registros de las primeras angiospermas, como es el caso del género cf. *Afropollis* en la formación Tepalcatepec, en Michoacán y el género cf. *Retimonocolpites* en la formación Tlayua, en Puebla. En el Cretácico superior se mantiene en los continentes una rica flora pantropical, reconociéndose en México tres provincias palinológicas sensu Kedves (1985): 1) La provincia *Normapolles*, en las cuencas del Noreste de México con representantes de la Familia Chlorantaceae, Magnoliaceae y grupos extintos como *Anacolosidites*; 2) La provincia de *Aquilapollenites* con representantes que actualmente se encuentran en selvas tropicales, como *Gunnera* y bombacáceas; 3) La provincia de *Monocolpates* con abundancia de granos de polen sulcados y protáceas. En México durante el Paleogeno existen varias formas pantropicales pertenecientes a las familias Caesalpiniaceae, Bombacaceae, Sapindaceae y Sapotaceae, con gran abundancia y diversidad de *Engelhardia* (*Momipites*), con representación muy escasa de la flora templada y boreal. En el Eoceno-Oligoceno se empiezan a formar mosaicos de vegetación muy complejos con afinidades con el oeste de Estados Unidos y Asia y otras floras paratropicales con afinidades de floras atlánticas de Europa y Norte América y en las lluvias de polen del sur de México aumentan su frecuencia los taxa neotropicales. En el Neogeno se conforman los mosaicos de vegetación que esencialmente se presentan hasta el Holoceno. Así en el Noroeste se empiezan a establecer los desiertos y en el sur empiezan a dominar la flora neotropical en las zonas costeras, mientras que la flora templada y boreal predomina en las cordilleras. En consecuencia, la flora mexicana tiene una larga historia en donde muchos de sus taxa, que podrían considerarse como neotropicales, en realidad son relictos pantropicales que existieron en el territorio desde el Cretácico tardío, algunos de estos elementos pantropicales migraron hacia el sur en respuesta a la disminución de la temperatura y humedad, para formar parte de las selvas perennifolias, mientras que otros evolucionaron regionalmente en sus latitudes correspondientes originando diversos tipos de vegetación.

Palabras clave: fitogeografía, flora, flora fósil, origen, palinología.

Abstract. The historical phytogeography is closely related to climatic changes and with the modifications of Ecosystems through time caused by the plate tectonics. This palinostratigraphic review is the result of the surveys carried out in several sedimentary basin from Baja California to Chiapas, Mexico. The paleochorology of angiosperms in mexican terrains began in the Lower Cretaceous (Barremian-Aptian) in the northern state of Durango, where at the "Gran Tesoro" appeared *Jugella* sensu Srivastava (1994) and *Tricolpites* cf. *T. minutus* Brenner, 1963. In the same age, in Michoacán state, southern of Mexico occurred cf. *Afropollis* (Brenner) Doyle *et al.* 1982, at Tepalcatepec Fm. Meanwhile, at the state of Puebla in the Tlayua Fm. (Aptian - Albian), the genus *Retimonocolpites* Pierce, 1961, as a very scarce palynomorphs in this micrite limestone. During the late Cretaceous a pantropical flora predominated on the continents, and in Mexico three palynological provinces sensu Kedves (1985) were recognised: 1) *Normapolles* province, covering northeastern basins at Coahuila and Tamaulipas with taxa belonging to the Chlorantaceae, Magnoliaceae and to extinct genus *Anacolosidites*;

2) *Aquilapollenites* province, found in the occidental part of Mexico at Baja California and Sonora, characterized - besides *Aquilapollenites* - by the presence of certain paratropical taxa as *Gunnera* and bombacáceas; 3) *Monocolpates* province, present at Chiapas with high frequencies of sulcate pollen grains and Proteaceae. In Mexico through the Paleogene -from Baja California to Chiapas- the prevailing flora is pantropical with taxa belonging to the Caesalpinaceae, Bombacaceae, Sapindaceae and Sapotaceae; with a great abundance and diversity of *Engelhardtia* (*Momipites*) together with the presence of boreal and temperate taxa. In the Eocene-Oligocene began the formations of the several types of vegetation, which in Mexican territory can be considered two main provinces: one occidental province (Rocky Mountain type) with affinities with western United States and Asia and other eastern province, herein named as the Gulf Coast Province, with more paratropical elements in the northern part and which affinities are with the Atlantic flora of Europe and North America (Mississippi embayments); meanwhile in the southern region of this eastern province, there is an increase in the frequency of neotropical taxa. Finally in the Neogene, the conformation of the present mosaics of vegetations start to build during the Miocene and basically such mosaics continue until the present. Hence, at western Sonora began the establishment of the lower biomass vegetation, in contrast, in the south the neotropical floral start to be present at the coastal plains in the Mexican Gulf region; meanwhile at the cordilleras the temperate and boreal taxa diversified *i.e.* *Quercus* and *Pinus*. Consequently, the Mexican flora has a long history since the Early Cretaceous (120 m.a.), where the paleoecology can explain why many taxa that has been considered as neotropical, are indeed pantropical and paratropical relicts which migrated from the North as result of the climate deterioration through the Cenozoic. Other pantropical taxa evolved regionally given rise to other types of vegetation.

Key words: fossil flora, origin, palynology, phytogeography.

El territorio mexicano tiene una extensión de 2,000,000 km cuadrados con una geología bien establecida en algunas regiones, mientras que en otras la información es altamente polémica o no existe.

Los estudios palinológicos cubren una mínima parte del territorio nacional, sin embargo existen regiones claves que han sido estudiadas palinológicamente y dan información sobre el origen de la distribución de la paleoflora mexicana, explicando en parte los patrones de diversidad asociados a los diferentes tipos de vegetación.

La paleobiogeografía del territorio nacional obedece, entre otras causas, a la herencia geológica dada por la tectónica de placas que permite la migración de floras o su aislamiento y a las orogenias que acompañan a los fenómenos de compresión y/o extensión.

En el caso específico de las angiospermas cuyo origen es gondwánico habría que considerar la paleogeografía de México a partir del Jurásico, cuando la parte sur del territorio se empieza a configurar formando parte de Laurasia, aunque la parte meridional está en proximidad con la Gondwana (Smith y Briden, 1977). La conformación de nuestro territorio durante el Jurásico medio temprano se ve influenciada por la incorporación de "terrenos alóctonos" laurásicos y gondwánicos como los Maya, Mixteco, Viscaíno y Xolapa que contribuyen a la complejidad estructural y riqueza de condiciones topográficas, oceanográficas y ecológicas a partir del Jurásico medio y hasta el Cretácico temprano (Westermann, 1984).

Cretácico

A partir del Cretácico, los paleobotánicos consideran cuatro grandes regiones fitogeográficas (Brenner, 1976; Batten, 1984) que son: Gondwana sur, Gondwana Norte; Laurasia Norte y Laurasia Sur, cada una con clima y flora características. En este esquema, México pertenece al sur de Laurasia, la cual limita con la parte norte de la región gondwánica. Del análisis del registro palinológico se concluye que el origen de las angiospermas es gondwánico y ocurre durante el Cretácico inferior, y a partir de esta región las primeras angiospermas radiaron hacia Laurasia (Brenner, 1976). El territorio mexicano, durante este período se encuentra invadido por mares epicontinentales, y sólo existen áreas emergidas en el noreste y sur de México (Viniegra, 1992) en donde crecieron las primeras angiospermas cuyo polen quedó depositado en las cuencas marinas en las cercanías de los continentes.

En la región geográfica que ocupan los estados de Colima y Michoacán, aflora la Formación Tepalcatepec (de edad Albiana) en donde se encuentra *Afropollis*, grano de polen de angiospermas característico de la flora gondwánica africana, continente donde *Afropollis* alcanzó su mayor diversificación (Doyle *et al.*, 1977 y 1982). La presencia de *Afropollis* en el sur de Laurasia, evidencia la proximidad de esta parte de México con África y América del sur.

En lo que ahora es el estado de Durango, en la Serranía de Santa María del Oro existe una secuen-

cia Jurásico temprana conocida como Fm. Gran Tesoro, constituida fundamentalmente de pizarras negras (Aranda *et al.*, 1988). Las figuras 1, h y l, ilustran un grano de polen monosulcado, poliplicado que originalmente no fue identificado y que ahora se asigna al género *Jugella*, *sensu* Srivastava (1994), que es similar al género actual *Spathiphyllum* (Araceae) distribuido en las selvas de Filipinas y América tropical. Este registro de *Jugella* probablemente constituye el registro más meridional de este género. Tomando en consideración que *Jugella* inicialmente fue encontrado en el Bärremiano en la región de los Urales (Mchedlishvili y Shakhmundes, 1973 *in*: Srivastava, 1994), Srivastava (1994) lo cita para el Albiano de la región del Tethys (muestra de barreno, región del Golfo Árabe) y que en Norte América Hedlund (1966) y Singh (1983) lo registran en el Cenomaniano, en la Fm. Gran Tesoro, este grano de polen podría indicar una edad Albiana, ya que conjuntamente con *Jugella* se encuentra *Tricolpites* (edad máxima Albiana) edad que contrasta con la jurásica sugerida por los geólogos.

Vakrameev (1991) establece para el Cretácico tardío cuatro grandes zonas climáticas para América: la parte norte de Laurasia con clima templado-caliente y para el sur de este hemisferio un clima subtropical; mientras que para la mayor parte de Gondwana sugiere un clima tropical y para la parte sur propone un clima subtropical. México por su paleogeografía estaría situado entre la zona subtropical laurásica y la zona tropical gondwánica. Además, la gran trasgresión del Cretácico terminal dividió en dos grandes provincias la parte norte de nuestro territorio: 1) la provincia de *Aquilapollenites* en el noroeste (Cross y Martínez, 1974 a y b), que comprende las cuencas cretácicas de Baja California y Sonora *i.e.* Cabañona (Almeida y Martínez, 1980) y 2) la Provincia de *Normapolles* hacia el noreste de México, que comprende varias formaciones del Cretácico Tardío en los estados de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, *i.e.* la Cuenca Fuentes-Río Escondido (Martínez *et al.* 1980b; Medus y Almeida, 1982), donde es muy frecuente el grupo de especies de *Normapolles* y *Ascarina* (Chloranthaceae). Similar conjunto palinológico se encuentra en la Fm. La Carroza, en Coahuila. Ambas provincias están separadas por la herencia del mar epicontinental que durante el Campaniano corrió desde sur de México hasta Alaska. Estas dos provincias terminan en el Paleoceno inferior, al desaparecer la barrera del mar epicontinental que las separaba (Srivastava, 1994). En contraste, en el sur de México los conjuntos palinológicos de la Formación Ocozacoautla, cerca de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, se pueden considerar como pertenecientes a la provincia de *Monocolpates sensu* Kedves, 1985 (Martínez, 1992).

Los resultados de Martínez (1992b), quien divide el territorio mexicano en tres provincias, contrastan con las hipótesis propuestas por otros autores; así en los modelos de Kedves (1985) se considera a todo México como perteneciente a la provincia de *Aquilapollenites*, mientras que Zaklinskaya (Batten, 1984) considera el territorio mexicano como perteneciente a la provincia californiana, aunque la parte sur y noreste se podrían considerar de la provincia gondwánica de *Proxapertites* (*sensu* Zaklinskaya) debido a la abundancia de este género en el Paleoceno-Eoceno de México (Martínez, 1980b).

En este punto habría que resaltar que en los resultados obtenidos para el Cretácico Terminal se establecen tres provincias florísticas; *Aquilapollenites*, *Normapolles* y *Monocolpates*.

En suma, durante el Mesozoico existe una herencia gondwánica en el territorio nacional, aunque éste formaba parte de la Laurasia. Esta herencia es el resultado de la evolución tectónica que se ve reflejada en la ocurrencia de las primeras angiospermas y la posterior radiación de floras durante el Terciario que tienen clara influencia laurásica y en menor grado gondwánica. Así, la herencia gondwánica todavía es observable en los conjuntos palinológicos del Cretácico Terminal en el sur de México, ya que pertenece a la provincia de *Monocolpates*. Aun en el norte del país con conjuntos palinológicos laurásicos, presentan influencia gondwánica debido a la abundancia de *Proxapertites*, género muy abundante en América del sur durante el Cretácico Terminal y Paleogeno. Patrón similar denota la presencia de *Nothofagidites* en México y sur de E.U.A. (Elsik, 1974; Tomassini y Martínez, 1984), ya que la diversidad y abundancia de *Nothofagidites* constituye toda una paleoprovincia en América del Sur, desde el Cretácico hasta el presente (Kedves, 1985).

Paleoceno

La influencia gondwánica cretácica sobre el sur de Laurasia se ve diezmada durante el Cenozoico, cuando las floras que evolucionan en nuestro territorio, son en su mayoría el resultado de la herencia de las dos grandes provincias laurásicas: la de *Aquilapollenites* y *Normapolles*, que se presentan en México, desde el Cretácico Terminal. Ambas provincias pierden su individualidad a partir del Terciario Temprano, al desaparecer el mar epicontinental que las separaba, formándose una gran flora tropical desde el ecuador hasta los 30° de latitud (Axelrod, 1979). No obstante, en México, a partir del Paleoceno, se empiezan a diferenciar desde el punto de vista palinológico dos grandes provincias florísticas: la provincia de la Sierra

Madre Occidental, sujeta a las presiones de selección causadas por el vulcanismo, relacionada con las floras de las Montañas Rocallosas y la *provincia de la planicie costera*, relacionada con la flora Wilcox.

Durante el Paleoceno, México pertenece claramente al bloque norteamericano (Briggs, 1987). Es durante esta época cuando Norte América tiene conexiones hacia el noroeste con Asia; y la parte oriental de Norte América se conecta con Europa, por lo que la fitogeografía de estos continentes está intimamente relacionada. Concomitantemente con estas conexiones continentales, los mares epineríticos se retiran de Norte América, por lo que los climas empiezan a ser más continentales con estaciones marcadas, y las provincias florísticas de *Aquilapollenites* y *Normapolles* desaparecen. A partir de esta gran regresión la distribución de los tipos de vegetación obedece a una zonación latitudinal climática, con una tendencia a la disminución de la humedad a partir del Paleoceno (Axelrod, 1979), aunado a una disminución de la temperatura que culmina en el catastrófico enfriamiento en el límite Eoceno-Oligoceno (Miller *et al.*, 1987; Wolfe, 1978).

Existen varias formaciones de edad paleocénica, algunas de las cuales como las de Baja California, Tamaulipas, Puebla y Veracruz dan información sobre la paleocorología de Norte América.

En Baja California las floras paleocénicas presentan ya grupos de *Normapolles*, conjuntamente con ulmáceas, bombacáceas y *Tricolpites microrreticulatus*, indicando la presencia de una flora de afinidad pantropical. Además hay elementos templados, representados por conjuntos palinológicos semejantes a las floras paleocénicas del oeste de Estados Unidos. Sin embargo, la gran diferencia se da por la constante presencia de granos de polen de Compositae y granos de polen tricolporados equinados en varias localidades de la península (Cross y Martínez, 1980; Muller, 1981). Este registro tan antiguo de la familia Compositae únicamente ha sido reconocido por Turner (1977). La comunidad internacional sólo reconoce la presencia de las compuestas a partir del Oligoceno. No obstante, es importante subrayar que las formaciones paleocénicas de Baja California contienen este tipo de granos de polen. Independientemente de la confirmación de este registro por otros palinólogos, las evidencias acumuladas (Cross y Martínez, 1974 a y b, 1980) tienen el rigor estratigráfico y paleontológico para que sea considerado seriamente por la comunidad de botánicos y palinoestratígrafos. Si este fuera el registro más antiguo de los granos de polen de compuestas, habría que considerar el origen de este grupo de plantas en el noroeste de México, confirmándose la antigüedad de esta familia de an-

giospermas propuesta por otros autores (Turner, 1977, entre otros).

El Paleoceno de la Cuenca de Burgos en el Noreste de México (Piedras Negras), pertenece a las floras tipo Wilcox (Martínez *et al.*, 1980b). Esta se caracteriza por la presencia de elementos pantropicales, como el complejo de especies de *Momipites* y *Bombacacidiadites*, elementos templados como *Ilex* y granos de polen del grupo *Normapolles*, que representan relictos del Cretácico terminal. Esta flora se extendió por toda la paleoplanicie costera como lo demuestran los conjuntos palinológicos recuperados en varios pozos del Terciario de Tamaulipas y Veracruz perforados por Pemex (Rosales-Lomelí *et al.*, 1992).

Eoceno

A partir del Eoceno el subcontinente norteamericano se separa de Europa, pero continúa la conexión del oeste de Norteamérica con Asia (Briggs, 1987), lo que aunado al nacimiento de las montañas Rocallosas propició el aislamiento de esta región con el resto de Norteamérica. Lo anterior dió como resultado que la flora del oeste norteamericano tenga muchas afinidades con la flora templada y pantropical del sureste asiático, semejanza florística establecida por primera vez desde el siglo pasado por Asa Gray.

Durante el Eoceno, en el noreste de Tamaulipas (Cuenca de Burgos), los conjuntos palinológicos continúan reflejando la herencia de la provincia atlántica de *Normapolles* del Cretácico tardío. Estos sedimentos se caracterizan por la presencia de taxa paratropicales como *Nodopollis terminalis* y pantropicales como *Bombacacidiadites clairbornensis*, ambos componentes de la "flora Wilcox" (Fairchild y Elsik, 1969; Elsik, 1974). Además es notoria la abundancia de *Platycaria* spp., *Momipites* spp. (*Engelhardia* spp.), *Aesculidites* y *Proxapertites* (Martínez *et al.*, 1980 b), en el límite Paleoceno-Eoceno.

En la región de Tepexi de Rodríguez existen sedimentos cenozoicos de Edad Pliocénica que han sido nombrados como Pie de Vaca (Pantoja, 1988). Otros autores como Padilla (1973) y Fernández (1985), los consideran como pertenecientes a la Fm. Balsas de edad eocénica. Fries (1960) fue quien inicialmente estudió la Fm. Balsas asignándole una edad eocénica por su posición estratigráfica entre las rocas ígneas encajonantes. Posteriormente Cserna *et al.* (1978) le asignan una edad paleocénica-eocénica. Finalmente, los estudios paleobotánicos han sugerido para la *localidad Ahuehuetes* de la Fm. Pie de Vaca, una edad oligocénica (Magallón y Cevallos, 1993, 1994).

En este desarrollo cronoestratigráfico de las unidades terciarias de la región de Tepexi de Rodríguez,

Puebla, la palinología ha jugado un papel fundamental ya que los conjuntos polínicos contienen varios taxa de relevancia bioestratigráfica ya calibradas en otras localidades terciarias del territorio nacional (Martínez, 1991, 1992 a; Martínez *et al.* 1980 b; Tomasini y Martínez, 1984; Biaggi, *et al.*, 1976), así como en el resto de Norteamérica (Leopold y Macginitie, 1972; Barnett, 1989; Elsik, 1974). El conjunto palinológico de la región de Tepexi de Rodríguez, está dominado por gramíneas, pináceas, efedrás y como codominantes ulmáceas, sapotáceas y el complejo *Momipites*. Es importante resaltar la ausencia de granos de polen de la familia Compositae, comunes en las palinofloras post eocénicas de México, lo que refuerza aún más la antigüedad de estos sedimentos terciarios.

Hasta la fecha se ha hecho la prospección de varios afloramientos, dentro de los cuales resaltan las localidades de Ahuehuetes, Barranca Abuelo y la Barranca de Chimagcatitlan.

El diagrama palinológico de la sección de Ahuehuetes consiste en un conjunto dominado por las esporas del género *Laevigatosporites* y granos de polen de *Pinus* spp. y una codominancia de gramíneas con efedrás. Los taxa de valor bioestratigráfico que permiten asignar una edad eocénica son varias especies de *Momipites* (*Enhelhardia* spp.), ulmáceas (tipo *Cedrelospermum sensu* Manchester, 1989), *Eucommia* sp., *Pterocarya* y *Juglans*. Si comparamos a nivel genérico los conjuntos polínicos de Ahuehuetes con lo establecido por Leopold y Macginitie, (1972) para las localidades de las Montañas Rocallosas, se observa una gran similitud con los conjuntos palinológicos de Tepexi con dominancia de *Pinus* hacia el Eoceno Superior.

El complejo *Momipites* (*Enhelhardia* spp.), en sí mismo presenta un alcance estratigráfico amplio, que va del Paleoceno al Mioceno en E.U.A. y Canadá; mientras que en México continúa presente hasta en sedimentos holocénicos del Golfo de México, debido a las poblaciones relictos de *Engelhardia* en Tamaulipas y Oaxaca.

En cuanto a la presencia simultánea de *Juglans* y *Pterocarya*, sus hemerozonas (Leopold y Macginitie, *op cit.*), sugieren una edad eocénica - oligocénica.

El conjunto palinológico de los Ahuehuetes, se repite en otras dos secciones a lo largo de la Barranca Abuelo que suprayacen las calizas lacustres de Pie de Vaca: 1) localidad del punto triple de Barranca Abuelo y 2) localidad de las pisadas de Barranca Abuelo. En esta misma región de Tepexi de Rodríguez, existe una barranca del Río Atoyac, bajando a Chimagcatitlán, con una sección de cerca de 400 metros, de donde se extrajo hacia la parte basal una mues-

tra cuyos conjuntos palinológicos son muy parecidos a los de Ahuehuetes y Barranca Abuelo, con la diferencia de que existen otros taxa índices del Terciario inferior que son *Alga oredia* (Erdtman, 1960) y *Erdtmanipollis* (Krutsch, 1962) (Martínez, 1994), éste último característico de los conjuntos eocénicos del oeste norteamericano.

Aunque esta sección de Chimagcatitlán podría directamente correlacionarse con las otras localidades eocénicas de esta región de Tepexi ya mencionadas, la presencia de dinoflagelados del complejo *Wetzeliiella* (cf. *Apectodinium*) no solo confirma la edad eocénica, sino que sugiere que esta unidad se depositó en un ambiente estuarino a nerítico durante el Paleoceno (Powell, 1992).

En el Eoceno de Estados Unidos predomina el clima templado a subtropical, por lo que las floras presentan una gran uniformidad a pesar de existir bandas de vegetación que obedecen a los gradientes climáticos, desde los polos al Ecuador (Wolfe, 1985; Traverse, 1992). A nivel mundial en el Eoceno el clima se mantiene cálido en general, con bandas de vegetación templadas desde la región polar, con bosques deciduos cambiando hacia el Ecuador a vegetación paratropical y tropical (Wolfe, *op cit.*).

Para el caso de México los paleoclimas y la vegetación se han dado por extrapolaciones generales, considerando a nuestro territorio como tropical, más que por evidencias paleontológicas, por su paleolatitud. Los resultados palinológicos indican la presencia de floras pantropicales con *Caesalpinia*, bombacáceas, *Bahuinia*, *Reevesia*, *Fremontodendron*, *Platycaria*, *Engelhardia*, proliferando en las planicies; mientras que en las cordilleras ya se establecían los taxa de climas templados a fríos, de afinidades boreales como pináceas, tiliáceas y fagáceas.

Oligoceno

A nivel mundial, en la siguiente época del Terciario, en el Oligoceno, se produce un gran cambio climático con una drástica disminución de la temperatura (Miller *et al.*, 1987); aunado a un cambio en la paleogeografía del continente asiático, debido a la formación del supercontinente euroasiático al desaparecer el mar de Turgai (Briggs, 1987). Esto determina un cambio en los sistemas de corrientes oceánicas y una modificación de los sistemas de alta y baja presión (Leopold *et al.*, 1992), acentuándose aún más los gradientes climáticos, incrementándose la diversidad de los tipos de vegetación debido a la existencia de nuevos regímenes con largas sequías y altas temperaturas, lo que propició el desarrollo de ecosistemas con vegetación de baja biomasa como este-

pas, sabanas, etc. (Leopold *et al. op.cit.*). En relación a este período crítico en la evolución de nuevos tipos de vegetación, existen muy pocas localidades oligocénicas que contengan plantas y/o polen en Norteamérica. En este contexto, Retallack (1983; 1988) al estudiar los paleosuelos, en la región de las grandes llanuras prueba el desarrollo de climas áridos a partir del Oligoceno, pero debido a la ausencia de evidencias paleobotánicas y palinológicas, no se pueden confirmar dichas condiciones paleoclimáticas en forma definitiva (Leopold *et al.*, 1992). Sin embargo, Retallack (*op. cit.*) sostiene que sus paleosuelos oligocénicos debieron haber soportado una vegetación de tipo sabana con parches de pastizales con un marcado período de sequía.

En México existen grandes afloramientos oligocénicos, en la parte meridional de la península de Baja California, desde la región de la Purísima (Municipio de Comondú) hasta la región de San Juan de la Costa, cerca de la Paz, donde existen grandes depósitos de fosforitas caracterizados por la presencia y abundancia del dinoflagelado *Cheiropteridium lobospinosum* Gocht 1960, conjuntamente con polen y esporas, acarreados desde la proximidad del continente. El análisis del diagrama palinológico del Barreno No. 1, indica que el conjunto polínico está dominado por hierbas, entre las cuales las chenopodiáceas-amarantáceas y las Ephedraceae son las más abundantes, siendo notable la abundancia relativa de las gramíneas (2% hasta el 33%), mientras que los únicos árboles de importancia son los pinos (2-50%) y los géneros *Fremontodendron* y *Reevesia* de las esterculiáceas (2-50%). Lo relevante de este registro de gramíneas en sedimentos oligocénicos tiene que ser resaltada, ya que esta frecuencia del 2 al 33%, contrasta con otras localidades oligocénicas de Norteamérica y Asia, donde las gramíneas están ausentes o son muy escasas, llegando a tener frecuencias altas sólo hasta el Mioceno (Leopold *et al.*, 1992), donde la mayoría de las autores establecen el origen de las estepas en Norteamérica (Elias, 1942; Thomasson, 1980). Si se compara el diagrama polínico del Oligoceno de Baja California, con las lluvias de polen actual de vegetación de Baja Biomasa, *i.e.* sabana, pastizal, estepa y desierto, presentadas por Leopold (*et al.*, 1992), es notable la similaridad del diagrama de polen de las fosforitas, con el diagrama polínico obtenido de los pastizales recientes de las grandes llanuras de Dakota del Sur, con la diferencia de que en los pastizales actuales abundan las compuestas. También los diagramas de las fosforitas presentan similitud con las estepas de Wyoming e Idaho, y con el desierto californiano. La diferencia fundamental estriba en la presencia de compuestas en estos ecosistemas modernos.

Por lo anterior, los conjuntos palinológicos de edad oligocénica de la región de la Purísima, sugieren el establecimiento de vegetación de baja biomasa a partir del Oligoceno tardío, con existencia de pastizales en una vegetación sabanoide. Estos resultados de Baja California confirman los estudios de Retallack (1983, 1992), quien postula la existencia de vegetación de tipo sabana durante el Oligoceno, en la región de las Grandes Llanuras de la parte central de E.U.A. En contraste, los hallazgos de Elias (1942) y Thomasson (1980), indican que no existen macrorestos de gramíneas en el Oligoceno, sino que éstas se encuentran hasta el Mioceno medio y tardío. También los estudios de macrorestos de MacGinitie (1969), señalan que las gramíneas no son miembros importantes de la vegetación durante el Paleogeno. La abundancia de gramíneas, con niveles tan importantes como los revelados por los diagramas polínicos de las fosforitas de Baja California, conjuntamente con las chenopodiáceas y las ephedrás como ocurre en el desierto frío del Great Basin, sugieren que las condiciones que se dieron en noroeste de México fueron las propicias para la proliferación de tipos de vegetación de baja biomasa *sensu* Leopold *et al.*, (1992).

Las condiciones paleoambientales que propiciaron la proliferación de este desierto frío en el Oligoceno se pueden deducir de las condiciones oceanográficas y climáticas que se asocian a la depositación de las fosforitas actuales, en regiones de surgencias con alta productividad y predominio de corrientes frías a templadas, que producen en los continentes regímenes de aridez. Este panorama supone también la presencia de celdillas de baja y alta presión. Por otro lado las celdillas secas subtropicales de presión alta, producidas por corrientes frías al entrar en contacto con las masas de aire caliente producen neblina y humedad, que permiten el establecimiento de otros varios tipos de vegetación sobre los continentes.

Las celdillas subtropicales de alta presión localizadas en los océanos tropicales son particularmente secas, produciendo condiciones de sequía sobre las costas occidentales de los continentes. La presencia de estas celdillas, aunada al calentamiento adiabático de las masas de aire descendentes dan como resultado los desiertos tropicales. La postulación del origen de la Flora Madroterciaria por Axelroad (1979), asume que tales condiciones existieron a partir del Eoceno (hace 40 m.a.) en el noroeste de México. Como resultado se postula la presencia de un bosque tropical seco en las planicies, con algunos bosquecillos deciduos y de coníferas en las zonas altas. El estudio palinológico de las fosforitas confirma que las condiciones de sistemas de alta y baja presión propician condiciones de aridez a partir del Oligoceno en esta

parte del territorio mexicano. En la misma región durante el Mioceno (15 m.a.), como veremos posteriormente, se diferencian más los tipos de vegetación xerófila, en respuesta al deterioro climático (Martínez y Tomasini, 1986).

Oligo-Mioceno

En el estado de Chiapas existen unidades litoestratigráficas cuya edad comprende del Oligoceno superior al Mioceno inferior. Langenheim *et al.* (1967) realizan el primer estudio palinológico de los estratos Oligo-Miocénicos de doce localidades, que contienen ámbar, en la región de Simojovel, Chiapas, concluyendo que los manglares pantropicales de *Rhizophora* spp. son más diversos que en la actualidad, proliferando en un clima tropical conjuntamente con el manglar neotropical de *Pelliceria* spp., mientras que en las planicies próximas a los manglares se encuentran comunidades de *Enhelhardia* spp. En cuanto al origen del ámbar postulan que la leguminosa neotropical *Hymenaea* sp. es la productora de la resina que quedó atrapada en los sedimentos para producir ámbar. El estudio de Langenheim *op. cit.* señala la existencia de elementos neotropicales en el sureste de México; lo que aunado a la flora y fauna neotropical extraída del ámbar de Simojovel (*i.e.* *Trigona* (*Notogaster*) *silaceae*, relacionada a las trigonas de la región amazónica del Brasil [Wille, 1959]) confirman la temprana migración de flora neotropical hacia el sur de México.

También en el estado de Chiapas, Biaggi (1978) en su trabajo del Oligoceno superior (Fm. La Quinta) en la región de Simojovel, encuentra 110 dicotiledóneas, 17 monocotiledóneas con menos del 1% de gramíneas.

Tomassini y Martínez (1984) complementan el trabajo de Biaggi estudiando formaciones cuya edad comprende desde el Eoceno inferior al Oligoceno superior, encontrando restos de la flora Wilcox, más nuevos elementos neotropicales. Además estos estudios confirman una mayor diversidad de tipos polínicos hacia el Oligo-Mioceno; ya que en el Eoceno sólo se encuentran 87 tipos, aumentando a 130 tipos polínicos en el Oligoceno con predominancia de *Rhizophora* y *Psilatricolporites*.

Mioceno

El análisis de los conjuntos palinológicos de las cuencas marinas del Neogeno, se dificulta por la falta de análisis de los sedimentos recientes del Golfo de México. Estudios preliminares de Martínez y cols., indican que incluso en sedimentos recientes los granos de

polen de la selva alta perennifolia están pobremente representados y los granos de polen que alcanzan las máximas frecuencias son *Pinus* spp. y *Quercus* spp. Esto aunado a que durante el Mioceno la tectónica de esta parte de México es complicada y el clima tiende a ser más frío. Por ejemplo, la región de Ixtapa, a partir del Mioceno Tardío se eleva hasta 1600 m.s.n.m. (Martínez, 1992a). En el Oligo-Mioceno (Tomassini y Martínez, 1984), las pináceas son muy escasas, aunque ya existía la topografía *i.e.* Sierra Madre Occidental, donde probablemente predominan cierto tipo de elementos boreales como el pino, sin embargo lo que más predomina en los diagramas polínicos refleja fundamentalmente la vegetación costera, sobre todo la de manglar, ya que lo que domina en los conjuntos palinológicos del Oligoceno es *Pelliceria*, taxa que crece actualmente en las costas atlánticas de Costa Rica. En menor proporción se presenta *Rhizophora* spp. Posteriormente durante el Mioceno tiende a disminuir *Pelliceria* hasta extinguirse en el Mioceno medio superior, mientras que las especies de *Rhizophora* empiezan a dominar los conjuntos palinológicos conjuntamente con los elementos neotropicales (Palacios, 1985).

En el Mioceno tardío de la Formación Ixtapa, en Chiapas (Ferrusquía, 1990), en la sección del río Hondo, estudiada inicialmente por Durham y colaboradores (Frost y Langenheim, Jr., 1974), y ubicada como parte de un ambiente deposicional marino (Martínez, 1992a), con presencia de dinoflagelados y con abundancia de hojas y granos de polen de angiospermas de afinidades neotropicales, se documenta la presencia de algunos elementos de la selva siempre verde *i.e.* Leguminosae, Euphorbiaceae, Melastomaceae y Sapotaceae.

Las condiciones de humedad durante el Neogeno de la planicie costera contrastan con los paleoclimas durante el Neogeno en el Noroeste de Sonora. Así en la Fm. Tubutama, los conjuntos palinológicos indican, al igual que las condiciones geoquímicas de acumulación de boratos y zeolitas (Clinoptilolita; Gómez *et al.*, 1981), la existencia de una vegetación xerófila en un clima árido, ya que los diagramas polínicos están dominados por hierbas como gramíneas, y varios tipos de compuestas, lo que podría sugerir la presencia del desierto sonorense hace aproximadamente siete millones de años (Martínez y Tomasini, 1986). Al ponderar los alcances estatigráficos de los taxa que se encuentran en la Formación Tubutama y tomando en consideración la aparición y abundancia de compuestas y gramíneas, se podría sugerir una edad miocénica para esta unidad estratigráfica.

La tectónica asociada a la Fm. Tubutama es conocida como "Cuencas y Serranías" (Basin and Ranges), región de extensión con generación de grabens y

cuenas intracontinentales, que se rellenaron con agua y/o con sedimentos clásticos (limolitas y areniscas), como es el caso de la Formación Tubutama, con sedimentos lacustres de playa y acumulación de boratos y zeolitas, junto con los cuales quedaron depositados diversos tipos de palinomorfos.

En la misma cuenca, suprayaciendo la Fm. Tubutama, se localiza la Formación Baucarit, formada por rocas detríticas con predominancia de conglomerados y areniscas gruesas y algunos horizontes de limolitas que contienen abundantes granos de polen (localidad Rancho el Carrizo). La formación ha sido fechada por un basalto que le infrayace con una edad mínima de 7 millones de años (Mioceno superior). Desde el punto de vista palinológico, las frecuencias de *Chenopodiaceae*-*Amaranthaceae*, gramíneas, compuestas y otros elementos como leguminosas, representantes de selva baja caducifolia o de matorrales desérticos, conjuntamente con la abundancia de *Boerhavia* (Nictaginácea), favorecen la interpretación de una vegetación adaptada a un clima árido que caracteriza a la vegetación del desierto de esta región de Sonora, reforzando aún más la presencia del desierto sonorense hace aproximadamente siete millones de años (Martínez y Tomassini, 1986).

Aunque es evidente la necesidad de llevar a cabo más estudios sobre el Mioceno del sureste de México, las evidencias hasta ahora acumuladas por los autores apuntalan hacia el establecimiento de las comunidades neotropicales a partir del Mioceno en el sureste de México. Durante el Mioceno en el noroeste del país la paleofitogeografía es totalmente diferente, con una historia que demuestra la diferenciación climática a la cual responden la vegetación paratropical y pantropical, respondiendo a una mayor aridez, diferenciándose de esta manera la flora Madro-Terciaria, a partir de la cual se origina la flora desértica, que según Axelrod (1979) es de origen más reciente, en el Cuaternario. Según los autores de este artículo se postula la existencia de desiertos a partir del Mioceno, dicha hipótesis concuerda con las evidencias palinológicas que existen para el noroeste de México (Martínez *et al.*, 1988).

En resumen, para el Mioceno ya existe la flora Neotropical en el sureste de México junto con elementos pantropicales, y la flora paleoártica y boreal, establecida en las zonas elevadas de las sierras. Al noroeste existe la flora Madroterciaria, de la cual se originan los chaparrales, los pastizales, sabanas y desiertos.

En el esquema mundial de la vegetación propuesto por Tallis (1991), durante el Mioceno, se propone que el Sureste de México es de selva paratropical, mientras que en el Noreste se desarrolló el *broadleaved evergreen seasonal forest* y hacia el Noroeste el bos-

que esclerófilo (*sclerophyll woodland*). Con base en las pruebas palinológicas hasta ahora acumuladas, se proponen las siguientes modificaciones de los tipos de vegetación: Sureste-Selva Tropical en las planicies formada por elementos paratropicales y el arribo de los elementos neotropicales. Para el Noroeste elementos de la flora madro-terciaria Selva baja con formación de sabanas y desiertos, dejando en las regiones altas *temperate seasonal forest*, *mixed conifer woodland* and *mixed conifer forest*.

Axelrod (1979), postula que en el oeste de Norteamérica la tendencia a la aridez se da en latitudes bajas debido a cinturones de alta presión, con estaciones marcadas por escasez de lluvia, lo que implica la evolución de taxa adaptados a condiciones de aridez en "low middle latitudes". Los tipos de plantas que contribuyeron a la vegetación del oeste de Norteamérica fueron taxa pertenecientes a la vegetación tropical de la cual derivó la flora madroterciaria e inicialmente la sabana, selva baja caducifolia y *thorn forest*, en respuesta a una adaptación gradual a la disminución de humedad. Actualmente se encuentra este tipo de vegetación en el Norte de México con representantes fósiles en el Mioceno y Plioceno del Suroeste de Estados Unidos (Axelrod, 1979).

Plioceno

En cuanto al Plioceno existe información en el sureste de México a partir del Plioceno medio y tardío en las formaciones, Concepción Inferior y Concepción Superior, Paraje Solo y Agueguexquite.

La Formación Paraje Solo, inicialmente considerada como de edad miocénica, fue asignada por otros métodos bioestratigráficos más confiables, al Plioceno Medio (4 millones de años; Akers, 1979). Esta formación fue estudiada palinológicamente por Graham (1976, 1977), quien con base en los conjuntos palinológicos extraídos de niveles ligníticos, postula una serie de comunidades las cuales crecen actualmente desde el barlovento de la Sierra Madre Occidental hasta la planicie costera, concluyendo además que la selva alta perennifolia todavía no se encuentra establecida durante el Plioceno. Tal aseveración no considera las lluvias de polen actuales en sedimentos marinos del Golfo de México, en donde predominan los pinos y encinos y la poca representatividad de taxa neotropicales (Martínez *et al.*, en proceso). Graham (1976), tampoco considera el control por facies de los conjuntos palinológicos, ya que dicho estudio se basó principalmente en el análisis de lignitos, cuya representatividad de la lluvia fósil es limitada. Se postula que la diversidad de tipos morfológicos en formaciones pliocénicas que infra-

yacen (Fm. Concepción inferior y Fm. Concepción superior) y suprayacen (Fm. Agueguexquite) a la Fm. Paraje Solo, señalan hacia la existencia de la comunidad de selva alta perennifolia, ciertamente antes del Plioceno (Martínez *et al.*, 1988).

En general, poco se ha estudiado de las formaciones intramontañosas neogénicas, en la Sierra Madre Oriental. En estas cuencas pliocénicas se acumuló turba y en el análisis de los conjuntos palinológicos de los lignitos de la región de Zacualtipán, Estado de Hidalgo, predominan el pino y los encinos (Martínez, 1991), en ocasiones mezclados con bosque mesófilo como en la región de Tlacolulan, Veracruz (Quiroz y Martínez, 1987). Lo anterior indica un climax edáfico y climático de los pinares y encinares en las serranías de México desde finales del Mioceno. Este tipo de vegetación transvolcánica, ha predominado en las regiones montañosas de México, y también los estudios del Cuaternario, indican una predominancia de estos tipos polínicos hasta el Holoceno (Clisby *et al.*, 1955; Sears and Clisby, 1955; Lozano *et al.*, 1993).

Literatura citada

- Akers W.H. 1979. Planktic foraminifera and calcareous nannoplankton biostratigraphy of the Neogene of Mexico. *Tulane studies in Geology and Paleontology* 15:1-32.
- Almeida L. y Martínez-Hernández E. 1980. *Estudio Palinológico preliminar del Cretácico Superior de la Cuenca Cabullona, Sonora, Mexico*. SEP-INAH, Depto. Prehistoria, Colección Científica 86:213-227.
- Aranda M., Quintero O. y Martínez-Hernández E. 1988. Palinomorfos del Jurásico Temprano de la Formación Gran Tesoro, Santa María del Oro, Durango. Universidad Nacional Autónoma de México, *Instituto de Geología, Revista* 7:112-115.
- Axelrod D.I. 1979. *Age and origin of Sonoran Desert Vegetation*. Occasional Papers of the California Academy of Sciences, San Francisco; 132, 74 p.
- Ayala-Nieto M., Rosales Lomelí J. y Martínez Hernández E. 1993. Investigación Taxonómica y Cronoestratigráfica de los Palinomorfos del Terciario de la región sur. Instituto Mexicano del Petróleo, proyecto CAO-3105, 51 p. (Informe inédito).
- Barnett J. 1989. Palynology and Paleoecology of the Tertiary Weaverville Fm., Northwestern California, U.S.A. *Palynology* 13:195-246.
- Batten D.J. 1984. *Palynology, climate and the development of late Cretaceous floral provinces in the Northern Hemisphere, a review*. En: Fossils and Climate, Brenchly P.P. Edr. New York, Wiley. pp. 127-164
- Biaggi R.E. 1978. *Palynology and Paleoecology of some Oligo-Miocene Sediments from Chiapas, Mexico*. Master Science thesis, Walla College, California, U.S.A., 64 P.
- Biaggi R.E., Fisk L.H. and Enrique M.H. Plant microfossils from La Quinta Fm. (Oligo-Miocene) of Chiapas, Mexico. 4th Inter. 4th *Interantional Palynological conference, Ludknow India* 1:14.
- Brenner G.J. 1976. Middle Cretaceous floral provinces and early migrations of angiosperms. En: *Origin and early evolution of angiosperms*. Beck C.B. Edr, New York, Columbia University Press. pp. 23-43,
- Briggs J.S. 1987 Biogeography and Plate Tectonics Developments. En: *Paleontology and Stratigraphy* 10:195.
- Clisby K.H. and Sears P.B. 1955. Palynology in southern North America. Part III: Microfossil Profiles under Mexico city correlated with the sedimentary profiles. *Bulletin of the Geological Society of America* 66:511-520.
- Cross A.T. and Martínez-Hernández E. 1974a. Paleobotanical studies of Baja California, Mexico. Annual Meeting of the Botanical Society of America, June 16-20, Tempe, Arizona.
- Cross A.T. and Martínez-Hernández E. 1974b. A study of redeposition of older palynomorphs in younger sediments. Segundo Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología en México, 25-28 de septiembre, Ciudad Universitaria, Programa y Resúmenes p.3.
- Cross A.T. and Martínez-Hernández E. 1980. Compositae pollen in early Tertiary rocks, Baja California, Mexico. Abstracts 5th. International, Palynological Conference, Cambridge, p. 97
- Czerna Zoltan de, Palacios-Nieto M. y Pantoja-Alor J. 1978. Relaciones de facies de las rocas cretácicas en el noroeste de Guerrero y en áreas colindantes de México y Michoacán. *Universidad Nacional Autonoma de México, Instituto Geología, Revista* 2:8-18.
- Doyle J.A., Biene P., Doeremkamp A. and Jardiné S. 1977. Angiosperm pollen from the pre-Albian Lower Cretaceous of Equatorial Africa. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine* 1:451-473.
- Doyle J.A., Jardimé S. and Doeremkamp A. 1982. *Afropollis*, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous Palinostratigraphy and paleoenvironments of Northern Gondwana. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine* 6:39-117.
- Elias Maxim, K. 1942. Tertiary grasses and other herbs from the High Plains. *Geological Society America, Special Papers* 41:176 p.
- Elsik W.C. 1974. Characteristic Eocene palynomorphs in the Gulf Coast, U.S.A. *Paleontographica* 149-B:90-111.
- Fairchild, W.W. y Elisk, W.C. 1969. Characteristic palynomorphs of the Lower Tertiary in the Gulf Coast. *Paleontographica* 128 B:81-89.
- Fernández Becerra S. 1985. Medidas preliminares, columnas estratigráficas en la Cantera Tlayua, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Proyecto. 1 GPR-247-A, Petróleos Mexicanos, Zona Poza Rica, Distrito Vertiente del Pacífico, 88 p.

- Ferrusquia-Villafranca I. 1990. Contribución a la diferenciación estratigráfica del Terciario Continental de México; parte 7 Geología Cenozoica del área Ixtapa-Soyaló, Estado de Chiapas. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Proyecto CONACYT 50992, Informe Técnico final, anexo 55, 143 p. (inédito).
- Fries Carl. Jr. 1960. Geología del Estado de Morelos y partes adyacentes de México y Guerrero, región central meridional de México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Boletín* 60:236 p.
- Frost Stanley H. and Langenheim R.L. Jr. 1974. *Cenozoic Reef Biofacies -Tertiary Larger foraminifera and scleractinian corals from Chiapas, México*. Northern Illinois University Press, De Kalb, Illinois. 388 p.
- Gómez C.A., Nieto J., Shafiqullah M., Arriaga M.H., Carrillo R.P. and Cerecero L.M. 1981. A Miocene Borax deposit in the Tubutama Area, Northwest Sonora, Mexico. *Geological Society of America Cordilleran Section, Abstracts with Programs* 13:58.
- Graham Alan 1976. Studies in Neotropical Paleobotany, part 2, The Miocene communities of Veracruz, México. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63:787-842.
- Graham A. 1977. New record of *Pelliceria* (Theaceae Pelliceraceae) in the Tertiary of the Caribbean. *Biotrópica* 9:48-52.
- Hedlund R.W. 1966. Palynology of the Red Branch Member (Woodbine Formation), *Oklahoma Geological Survey Bulletin* 112:69.
- Kedves M. 1985. The present day state of upper Cretaceous paleophytogeography on palynological evidence. *Acta Biologica Szeged* 31:115-127.
- 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, Harvard University* 21:289-324.
- Leopold E.B., Liu Gengwu and Clay-Poole S. 1992. Low-biomass vegetation in the Oligocene? In: D.R. Prothero y W.A. Berggren edits. *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*, Princeton University Press, pp. 399-420.
- Leopold E.B. and Macginitie H.D. 1972. Development and affinities of Tertiary floras in the Rocky Mountains. In: *Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America*. Editor A. Graham, Elsevier, Amsterdam, pp. 148-200.
- Lozano-García M.S., Ortega Guerrero B., Caballero-Miranda M. and Urrutia Fucugauchi J. 1993. Late Pleistocene and Holocene Paleoenvironments of Chalco Lake, Central Mexico. *Quaternary Research* 40:332-342.
- MacGinitie H.D. 1969. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and Northeast Utah. *University California Publications in Geological Sciences* 83:140.
- Magallón-Puebla S. and Cevallos-Ferriz S.R.S. 1993. A fossil earthstar (Geasteraceae; Gasteromycetes) from the late Cenozoic of Puebla, Mexico. *American Journal of Botany* 80:1162-1167.
- Magallón-Puebla S. and Cevallos-Ferriz S.R.S. 1994. Legume fruits from Tertiary strata of Puebla, México. *Canadian Journal of Botany* 72:1027-1038.
- Manchester S.R. 1989. Attached reproductive and vegetative remains of the extinct american-European genus *Cedrelospermum* (Ulmaceae) from the early Tertiary of Utah and Colorado. *American Journal of Botany* 76:256-276.
- Martínez-Hernández E. 1981. Palinología preliminar de la Cuenca Tubutama, Sonora, México. Consejo de Recursos Minerales, Archivo General de Estudios Especiales (inédito).
- Martínez-Hernández E. 1991. Prospección palinológica de los carbones de la región de Zacualtipán, Estado de Hidalgo. Convención sobre la Evolución Geológica de México, Pachuca, Hidalgo, Memoria pp. 98-101.
- Martínez-Hernández E. 1992a. Caracterización ambiental del Terciario de la Región de Ixtapa, estado de Chiapas. Un enfoque palinoestratigráfico. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Geología Revista* 10:54- 64.
- Martínez-Hernández E. 1992b. La vegetación y el clima de México. Historia del Cretácico al Terciario, basada en evidencias palinológicas. *Ciencia* 43, num. especial: 69-72.
- Martínez-Hernández E. 1994. Presencia de *Erdmanipollis* 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, I.P.N. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Programas y Resúmenes: 8.
- Martínez-Hernández E., Almeida-Leñero L., Reyes-Salas M. y Betancourt-Aguilar Y. 1980a. Estudio palinológico para la determinación de Ambientes en la Cuenca Fuentes-Río Escondido (Cretácico-Superior), región de Piedras Negras, Coahuila. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Geología Revista* 4:167-185 p.
- Martínez-Hernández E., Hernández-Campos H. y Sánchez-López M. 1980b. Palinología del Eoceno en el Noreste de México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Geología, Revista* 4:155-166 p.
- Martínez-Hernández E., Lozano-García S., Tomassini C. y H. Hernández, 1988. Simposio sobre diversidad biológica de México 3-7 Octubre, Oaxtepec, Morelos, México, pp. 9-12.
- Martínez-Hernández E. y Tomassini-Ortiz A.C. 1986. Palinología preliminar del Terciario Continental de Sonora. 1er Simposio Geología Regional de México. Instituto de Geología, Ciudad Universitaria. Programas y Resúmenes: 19-21.
- Medus J.I. y Almeida-Leñero. 1982. Des *Normapolles* du Crétacé Supérieur de Piedras Negras (Coahuila, Mexique). *Geobios* 15:225-229.
- Miller K.G., Fairbanks R.G. y Mountain G.S. 1987. Tertiary oxygen isotope synthesis, sea level history, and continental margin erosion. *Paleoceanography* 2:1-19.

- Muller J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms. *The Botanical Review* 47:1-142.
- Padilla y Sánchez R.J. 1973. Estudio Geológico General de la Sierra de El Tentzo, Estado de Puebla. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería UNAM, pp. 66 (inédita).
- Palacios-Chávez, 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 pp. 261.
- Pantoja-Alor J., Malpica-Cruz V. y Galguera G.A. 1988. Geología de los alrededores de la Cantera Tlayua, Tepexi de Rodríguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Tercer Simposio Geología Regional, México. Memoria: pp. 61-69.
- Powell A.J. 1992. Dinoflagellate cyst of the Tertiary System. En: *A Stratigraphic Index of Dinoflagellate Cysts*. Chapman & Hall, London. pp. 155-252.
- Quiróz García D.L. y Martínez-Hernández E. 1987. Estudio Palinológico de los Lignitos de la Mina Cervantes, Tlacululan Veracruz. X Congreso Mexicano de Botánica, Guadalajara, Jalisco, Resumen 418.
- Retallack G.J. 1983. A paleogeological approach to the interpretation of terrestrial sedimentary rocks: The mid-Tertiary fossil soils of Badlands National Park, South Dakota. *Geological Society of America Bulletin* 94:823-840.
- Retallack G.J. 1992. Paleosols and changes in climate and vegetation across the Eocene/Oligocene boundary. En: *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Prothero D.R. and Berggren W.A. Eds. Princeton Univ. Press: pp.382-398.
- Rosales-Lomelí 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, pp. 27 (Informe inédito).
- Sears P. B. and Kathryn H. C. 1955. Palynology in southern North America. Part IV: Pleistocene Climate in México. *Geological Society of America Bulletin* 66:521-530.
- Singh C. 1983. Cenomanian microfloral of the Peace River area, northwestern Alberta, *Alberta Research Council Bulletin*. 44:322.
- Smith A.G. and Briden, J.C. 1977. *Mesozoic and Paleogeographical Maps*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K, pp. 1-63.
- Srivastava S.K. 1994. Evolution of Cretaceous phytogeographic provinces continents and climates. *Review of Paleobotany and Palynology* 82:197-224.
- Tallis J.H. 1992. Plant community history. *Long-term changes in plant distribution and diversity*. Chapman & Hall, London, New York, Tokio, pp. 398.
- Thomasson J.R. 1980 *Paleoeriodoma* (Gramineae, Stipeae) from the Miocene of Nebraska: Taxonomic and phylogenetic significance *Systematic Botany* 5:233-240.
- Tomassini-Ortiz A.C. y Martínez-Hernández E. 1984. Palinología del Eoceno-Oligoceno de Simojovel, Chiapas. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana* 50:61 p.
- Traverse A. 1992. Palynofloral Geochronology of the Brandon Lignite of Vermont, U.S.A. *Review of Paleobotany and Palynology* 82:263-297.
- Turner B.L. 1977. Fossil history and geography. En: *The Biology and Chemistry of the Compositae* V.I., Heywood V.H., Harborne J.B. and Turner B.L. Eds. Academic Press, London pp. 619.
- Vakhrameev V.A. 1991. *Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth*. Cambridge University Press, 318 p.
- Viniegra-Orsorio F. 1992 *Geología Histórica de México*. Facultad de Ingeniería, División de Ingeniería en Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional Autónoma de México 213 p.
- Wolfe J.A. 1978. A Paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *American Scientist* 66:694-703 p.
- Wolfe J.A. 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary. En: *The Carbon cycle and Atmospheric CO₂; Natural variations Archean to Present* Sundquist E.T. and Broecker W.S. Eds, American Geophysical Union, Washington: 357-375 p.
- Westermann G.E.G. 1984. Summary of Symposium papers on the Jurassic Cretaceous biochronology and paleogeography of North America. *Geological Association of Canada Special Paper* 27:307-315.
- Wille A. 1959. A new fossil stingless bee (Meliponini) from the amber of Chiapas, México. *Journal of Paleontology* 33:849-852.