

### UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

### Dinámicas dela vegetación y el clima en la Península de Yucatán entre 210 y 170 mil años antes del presente

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I Ó L O G A
P R E S E N T A :
ESMERALDA CRUZ SILVA

DIRECTOR DE TESIS: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO







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.

### Reconocimiento

El presente trabajo se desarrolló en el Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

#### Fue dirigido por:

Dr. Yohan Alexander Correa Metrio

#### El comité de revisión y evaluación lo conformaron:

Dra. María del Socorro Lozano García Instituto de Geología, UNAM

Dr. Mark Brenner
Land Use and Environmental Change Institute, University of Florida

Dr. J. Daniel Tejero Diez Unidad de Morfofisiología y Función, FES Iztacala, UNAM

Biól. Arnulfo Reyes Mata Mapoteca, FES Iztacala, UNAM

#### Contó con el apoyo económico de:

Petén-Itzá Drilling Project, dirigido por D.H. Hodell. Apoyo financiero de la concesión NSF-0902864

El proyecto UNAM-PAPIIT IN101513, dirigido por la Dra. Margarita Caballero Miranda.

Beca de titulación del Instituto de Geología durante dos semestres.

### Fue seleccionado para el otorgamiento de financiamiento para su presentación en dos reuniones:

Meeting of the Americas de la American Geophysical Union, llevada a cabo en Mayo de 2013.

Reunión Anual de la Unión Geofísica Méxicana, realizada en Noviembre de 2013.

### Agradecimientos académicos

Al Dr. Alexander Correa-Metrio por dirigir este trabajo, por el entusiasmo y confianza que siempre mantuvo en este proyecto y en mi, por su disposición y pasión para enseñar y compartir el conocimiento científico que permitió el desarrollo y enriquecimiento, no solo de esta tesis, sino también de mi persona.

A la Dra. Socorro Lozano, por sus importantes comentarios y observaciones de este trabajo. Por lo agradable que ha sido trabajar con el equipo de Paleoclimatología.

Al Dr. Mark Brenner, por tomarse el tiempo para leer este trabajo y enriquecerlo con valiosos comentarios. Así también, por el agradable tiempo compartido, junto con el "equipo Petén-Itzá", en la Universidad de Minnesota.

Al Dr. Arnulfo Reyes Mata, quién con sus observaciones me permitió mejorar esta tesis.

Al Dr. Daniel Tejero Diez, por la revisión de este trabajo. Por la pasión con la que imparte su clase de Diversidad Vegetal, desde ese curso, ver una planta ya no es ver un fenómeno aislado.

Gracias a la Dra. Liseth Pérez, a la Dra. Margarita Caballero Miranda, a la Dra. Susana Sosa Nájera, por los buenos momentos que he compartido con ellas.

### Agradecimientos personales

Alex, te pongo también en estos agradecimientos porque además de ser un gran tutor has sido un gran amigo. Gracias por el apoyo, las risas, los consejos, los momentos etc. ¡Qué bueno encontrarte en el camino!

Gracias a Lis (Dra. Liseth Pérez), por tu agradable compañía y amistad. Gracias por el buen tiempo en Minneapolis y por siempre tener tantas pilas (como tú dices), que se contagian.

Especialmente gracias a mis compañeros del grupo de trabajo: K. Ale, gracias por la amistad, las risas, las charlas y la música compartida en este tiempo.

Juan Felipe, gracias tu disposición para ayudarme con mis dudas.

Mine, gracias por tu compañía, por las risas y los consejos. Yosa, gracias por los momentos tan divertidos que hemos compartido.

Day, gracias por las risas, pero sobre todo por escucharme. Ceci, gracias porque en tan poco tiempo me brindaste tu confianza y una buena amistad que espero conservar. Juan Carlos, gracias por el buen tiempo.

> Gracias a los amigos, han sido una parte fundamental en mi vida, espero no olvidar a alguno:

César, siempre fuiste un muy buen coach, pero más que eso has sido un gran amigo. Gracias por acompañarme desde hace ya más de 7 años, gracias por escucharme, darme ánimos y compartir cosas y momentos conmigo.

Memo, te conozco desde hace poco más de un año, pero gracias por compartir conmigo esta etapa de mi vida, gracias por tu súper amistad, por ser como eres, pues así, eres una de mis personas favoritas en todo el mundo.

Gracias a mi clansito de niñas, Ceci, Marisol, Ingrid, Mayte y Joali, gracias por que en la carrera pasé unos suuper momentos a su lado, de los más divertidos, gracias por estar en las buenas, pero sobre todo en las malas. Gracias por que aunque ya no nos vemos tan seguido yo sé que siempre estarán ahí y yo siempre también lo estaré. Las quiero.

Gracias a Karina y a Anee, mis amigas de la prepa, gracias por todas las aventuras que vivimos juntas, se mantienen presentes en mi memoria y cuando las recuerdo aún me dan mucha felicidad.

Gracias a Bianca, Gabriel Adaly y Araceli, por pasar grandes momentos de la carrera con su buena amistad, muchas risas.

Gracias a Anita, por ser mi amiga desde muy muy chiquitas.

Gracias a Joel, por tu sincera amistad.

Gracias a Violet Blues y a Sara Mas Amaras, pues su amistad es demasiado especial para mí.

#### **Dedicatoria**

Es verdad que los humanos estamos hechas de materia universal, y que nos regimos bajo principios físicos, químicos y biológicos. Sin embargo, a esa esencia se suma, sin sustituirla, una estirpe social. Creo que más allá de polvo estelar, las personas también estamos hechas de historias, ideas, experiencias (las propias y las colectivas), de nuestras relaciones internas y con el exterior, ideales, sueños, etc. Así, uno no llega a un punto de la vida solo, llega construido de muchas personas, a base de un complejo entramado que se construye todos los días. En este sentido, si pudiera agradecer explícitamente a todos los que han enriquecido mi vida en alguna manera, y que con ello hoy han permitido que esta meta se cumpla, quizá necesitaría duplicar la cantidad de páginas de esta tesis. Dada esta imposibilidad de espacio, quiero que sepan que, aunque su nombre no esté escrito en estas páginas, esta tesis está dedicada a todas las personas que han acompañado, en algún momento, mi caminar por la vida. Gracias a todos y gracias a Dios.

Especialmente quiero dedicar esta tesis a mi mami, a **Lulú**. La mayor parte del crédito de este proyecto es tuyo, pues tu infinito amor en todos los días de mi vida y tu ejemplo de fuerza y valentía, me inspiran a ser mejor persona cada mañana. Estoy muy agradecida con Dios por que a ti te asignó como mi mamá, porque siempre has sido muy buena y has cuidado de mí con mucha ternura. Gracias mami, por que en los momentos más difíciles, a pesar de que para ti tampoco era fácil, siempre estuviste conmigo, dándome valor y abrazándome, tu siempre perseverante. Gracias por ser mi gran amiga, por las muchas muchas aventuras, locuras y risas que hemos compartido juntas, siempre se mantienen en mi corazón y cada que las recuerdo me dan mucha felicidad. Gracias por escuchar todas mis ideas, todas las cosas que se me ocurren. Gracias por apoyarme y dejarme ser yo misma en todo momento, por enseñarme a ser libre y a defender y luchar por esa libertad. Gracias por tu gran ejemplo de amor a la naturaleza, a los animales, a las plantas, pero sobre todo a las personas, al prójimo.

Estas frases de una canción son para ti:

Entre tus alas crecí, y en tu mirada tan pasiva de si, siempre confiaste en todo lo que soñé, me cuidaste y me guiaste hasta aquí.
Te lo digo desde alma,
Eres mi amor eterno...
María llena eres de gracia...

Este trabajo también está dedicado a mi padre, **Sebastián Juvenal**. Gracias pá por tu gran amor. Gracias por el ejemplo de trabajo, valor, lucha y constancia que siempre me has dado. Gracias por apoyarme en todo momento. Uno de los regalos más grandes que me has dado y que me han acompañado y acompañarán a lo largo de toda mi vida, es el ejemplo de amor a la tierra, a la naturaleza y a las personas. Aún recuerdo verte trabajar la tierra, convivir y ayudar a la gente, pero sobre todo recuerdo con mucha claridad el día que me dijiste que cada que viera nacer un ocote, le hiciera una cerquita de piedras porque él así sabría que lo queremos y lo estamos cuidando y entonces crecería muy alto. Gracias por hacer darme ese gran ejemplo.

Con especial amor, este trabajo también va dedicado a mis hermanos:

**Deya**, mi hermana y amiga, tu siempre me dices que soy tu héroe y paradójicamente, tu eres unas de las personas que más admiro en la vida. Gracias por tu ejemplo de valor y lucha, pero sobre todo de amor y mucha nobleza. Gracias por escucharme en todas mis cosas, por apoyarme y por las muchas risas.

**Juve**, gracias por tu gran amor, tu compañía y tus palabras. Gracias por todas las risas y los momentos tan divertidos que pasamos juntos, eres un gran ejemplo.

**Paty**, gracias por siempre ser ejemplo de valentía, renovación y amor. Eres una super hermana y amiga, siempre recuerdo todas nuestras aventuras y llenan mi espíritu.

**Ceci**, gracias por tu ejemplo de nunca rendirte, de seguir pese a todo. Gracias por tu amistad y cariño.

Con mucho amor a mis pequeños sobrinos:

Sebas, gracias por ser un buen hermanito, por tu cariño y las charlas divertidas.

Perla, hermanita bonita, gracias por tu amor y amistad, gracias por estar a mi lado siempre.

Kike, gracias por tu forma de ser tan especial, platicar contigo siempre me hace muy feliz.

**Javi**, gracias por tu gran amor, me hace muy feliz tu compañía y tu sonrisa (además está padre que a ambos nos gusten cosas biológicas)

**Zuzú**, pequeña, gracias por tu cariño, siempre tengo en mente todos los días divertidos que hemos compartido y tus abrazos.

**Lulú**, mi oshito, gracias por tu cariño, por todas las cosas graciosas que se nos ocurren (en especial a ti), gracias por lo buena que es tu compañía cuando estamos juntas.

Nada espléndido ha sido creado jamás con sangre fría. Hace falta calor para forjar, y cada gran logro es el resultado de un corazón en llamas.

Arnold H. Glasgow

Busco encontrarme en páginas, en ideas, en reflexiones, reconocer que somos algo más que esto que se presenta como realidad. Ese sigue siendo mi mayor deslumbramiento...

José Saramago

Y si tuviese profecía, y entendiese todos los misterios y toda ciencia, y si tuviese toda la fe, de tal manera que trasladase los montes, y no tengo amor, nada soy.

1 Cor. 13

### Resumen

El presente estudio se enfoca en el análisis de las dinámicas de la vegetación de la Península de Yucatán asociadas a los cambios climáticos ocurridos entre 210 y 170 mil años antes del presente, destacando entre estos la transición del penúltimo interglacial al siguiente interglacial. El estudio enfatiza el contexto ambiental global en que ocurrieron dichos cambios y establece la importancia de las diferentes variables del sistema climático en la respuesta observada en la vegetación. El estudio se basa en el análisis del registro polínico de un núcleo sedimentario obtenido del lago Petén-Itzá. Dicho análisis, muestra que la temperatura es la principal variable que dirige los cambios ambientales en la Península de Yucatán durante el periodo de tiempo estudiado. Los taxa polínicos que permitieron la identificación de los grandes cambios ambientales a lo largo del registro fueron: para periodos cálidos, Moraceae, Ficus, Trema y Alchornea, mientras que para periodos fríos Quercus, Pinus y Protium. Las dinámicas de todos los taxa revelaron dos grandes periodos ambientals (nombrados I y G), caracterizados por vegetación asociada a climas tropicales y a climas templados, correspondientes temporalmente al MIS 7 y al MIS 6, respectivamente. Esta correspondencia, en conjunción con la comparación con registros climáticos y de insolación globales, sugiere una asociación de los cambios climáticos de la Península a escala orbital, con factores de forzamiento exogénico. Dentro de cada Periodo (I y G) se presentó una gran variabilidad ambiental que al ser comparada con registros climáticos globales, permite inferir que las dinámicas de la vegetación, a escala sub-orbital, estan influidas por la forma en que se distribuye la cantidad de precipitación a lo largo del año. Esta distribución a su vez, parece estar vinculada a la cantidad de insolación precesional en 15°N. Esta condición parece ser particularmente importante para el Interglacial. Al parecer, en la variabilidad que se presentó dentro del Periodo I, la Insolación precesional parece tener un papel como "detonante" de los cambios climáticos. La magnitud, dirección y velocidad de estos, parece estar fuertemente influenciada por el estado de los componentes del sistema climático tropical y su interacción con el de otras latitudes.

### Contenido

1	Presentación							
2	Introducción							
3	(	Objetivos						
4	ŀ	Hipć	tesis	5	9			
5	ſ	Marco teórico						
	5.1	,	nportancia del estudio del clima en el pasado	10				
	į	5.1.1	L	La Paleoclimatología y el polen fósil como herramienta de estudio	12			
	5.2		Siste	ema climático	14			
	5.3		Cam	nbio climático	22			
	5.3.1		L	Variabilidad natural del clima	22			
	į	5.3.2		Cambio climático abrupto	23			
	5.4		Cam	nbio climático en el Cuaternario	25			
	į	5.4.1		Los Estadíos Isotópicos Marinos (MIS) 7 y 6	33			
	5.5		El ca	ambio climático y las comunidades vegetales	35			
6	A	٩nte	ecede	entes	39			
	6.1		El Pr	oyecto Petén-Itzá	39			
	6.2		Del	Último Glacial Máximo al Holoceno: Registros de Centro América	43			
	6.3		Del I	MIS 7 al MIS 6: Algunos registros globales y los registros del trópico	47			
7	Área de Estudio							
	7.1		La p	enínsula de Yucatán	51			
	7.1.1		L	Marco Geológico	52			
	7.1.2		2	Características fisiográficas e hidrológicas	55			
	7	7.1.3		Sistema Climático	57			
	7.1.4		1	Vegetación	60			
	7.2		El la	go Petén Itzá	67			
8	ſ	Metodología						
	8.1		Secu	uencia sedimentaria	70			

	8.2	Mod	delo cronológico	'1				
	8.3	Aná	Análisis polínico					
	8.4	Aná	ilisis estadístico	4				
9	Res	ultad	los	'5				
	9.1	Cro	nología y modelo de edad	'5				
	9.2	Aná	Análisis polínico					
	9.3	Estr	Estratificación del diagrama de polen					
9.4		Ord	Ordenación multivariada (DCA)					
	9.5	Des	cripción de las zonas de polen	7				
10	) D	iscus	sión9	1				
	10.1	Elm	nodelo cronológico para PI-1 y las tasas de sedimentación en el lago Petén-Itzá 9	1				
	10.2 Reconstrucción de la vegetación e inferencia del clima en la Península de Yuca 170 y 210 ka: Evidencia palinológica							
	10.2	2.1	La ordenación en el Análisis de Correspondencia Sin Tendencia	4				
	10.2	2.2	La vegetación y el clima	7				
	10.3 global		rariabilidad ambiental de la Península entre 170 y 210 ka en el contexto del cambio ibles factores de forzamiento	12				
	10.3	3.1	Variabilidad climática a escala Orbital	13				
	10.3	3.2	Variabilidad Climática a escala sub-orbital	5				
	10.4 (MIS 7		mportancia diferencial de los factores de forzamiento climático de dos interglaciales IS 1) en la Península de Yucatán					
11	L C	onclu	usiones 11	2				
12	2 L	iterat	tura citada	4				
13	3 A	nexo	os	8				

### 1 Presentación

Tal como lo revela el aumento del promedio mundial de la temperatura del aire y del océano, las condiciones extremas de temperatura y precipitación, la disminución de la nieve estacional y perenne, la fusión generalizada de hielos y el incremento del promedio mundial del nivel del mar, el planeta se está calentando rápidamente (IPCC, 2013, IPCC, 2007, Solomon et al., 2009 y Karl and Trenberth, 2003). Frente a este escenario de cambio climático abrupto cobran relevancia los estudios enfocados en la comprensión de la respuesta de los organismos ante los cambios climáticos, así como en los mecanismos asociados con los cambios climáticos del pasado. Estos estudios aportan información valiosa para el entendimiento del complejo sistema climático terrestre, brindan un marco para contextualizar el cambio climático de origen antropogénico, y sientan las bases para mejorar las predicciones sobre la respuesta de la biota ante diferentes escenarios climáticos.

De particular importancia resulta el estudio de las relaciones entre la vegetación y el clima en el trópico Centro-Americano. Esta región presenta dos características antagónicas importantes: por un lado albergan una gran diversidad biológica y un elevado endemismo, mientras que por otro enfrentan un riesgo importante ante escenarios de cambio climático abrupto (Myers N. et. al., 2000; Sarukhan 2009; Toledo y Ordoñez, 1998).

Hasta ahora, diversos estudios en Centro América y particularmente en la Península de Yucatán, han revelado información valiosa sobre la interacción entre la vegetación y el sistema climático hasta 85 mil años antes del presente (Correa-Metrio et al., 2012b, Leyden, 1995, Islebe et al., 1996, Hillesheim et al., 2005, Pérez et al., 2011). Sin embargo, más allá de esta temporalidad no existen estudios que permitan aproximarse a la vegetación y sus dinámicas asociadas durante estadíos climáticos que puedan servir como escenarios análogos para las condiciones climáticas actuales.

Así, el presente estudio se enfoca en el análisis de las dinámicas de la vegetación de la Península de Yucatán asociadas a los cambios climáticos ocurridos entre 210 y 170 mil años antes del presente, destacando entre estos la transición del penúltimo interglacial al siguiente interglacial. El estudio enfatiza el contexto ambiental global en que ocurrieron dichos cambios y establece la importancia de las diferentes variables del sistema climático en la respuesta observada en la vegetación.

### 2 Introducción

El estudio de los paleoclimas es un campo de investigación que produce datos útiles para el entendimiento de las dinámicas del sistema climático global. La evidencia de las fluctuaciones en el clima del pasado proviene principalmente de núcleos sedimentarios del fondo del mar, del fondo de los lagos, y de las capas de hielo. Dichos núcleos son analizados en términos de indicadores de origen físico y biológico (denominados proxy) que están asociados a los agentes que responden a los cambios ambientales (Bradley, 1999, NOAA, 2010, Smol and Douglas, 2007).

Los núcleos de hielo polares han ofrecido registros con una buena resolución temporal de los cambios climáticos del periodo Cuaternario<sup>1</sup> (ver anexo 1) en latitudes altas. De ellos se ha derivado la mayor parte del entendimiento de los ciclos glacial-interglacial (conformados por un episodio glacial y la interrupción de este por un calentamiento abrupto de menor duración) que dominaron dicho periodo (ver anexo 2). Estos ciclos, desde el comienzo del Cuaternario (~2.6 millones de años) y hasta ~800 kilo-años² (ka) tuvieron una duración de ~41 ka para posteriormente, y hasta el presente, ampliarse a ~100 ka. (EPICA Community Members, 2006, Petit et al., 1999, Jouzel et al., 2007). Registros marinos y continentales de latitudes más bajas, han confirmado el alcance global de estos episodios (e.g. Cárdenas et al., 2011, Leyden, 1995, Lea et al., 2000, Lisiecki and Raymo, 2005, Groot et al., 2011).

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> El Cuaternario es el periodo geológico que, según las escuelas actuales, sigue al periodo Terciario y es el último de los periodos en que se divide la era Cenozoica; se extiende desde hace ~2.588 millones de años hasta la actualidad (COHEN, K. M., FINNEY, S. C. & GIBBARD, P. L. 2013. International Stratigraphic Chart. International Comission on Stratigraphy (IUGS).)

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> 1 Kilo-año = 1000 años antes del presente geológico (año 1950 d.C por acuerdo internacional)

La hipótesis más recurrida para explicar las oscilaciones climáticas del Cuaternario es la denominada teoría de Milankovitch<sup>3</sup> (sección 5.4). Ésta sugiere que la conjugación de variaciones cuasi-periódicas en la excentricidad<sup>4</sup> de la órbita terrestre cada ~ 100 ka, en la oblicuidad<sup>5</sup> del eje de la tierra cada ~41 ka y en la precesión<sup>6</sup> cada ~21 ka, son las responsables de los ciclos glacial-interglacial (Denton and Hughes, 1983, Hays et al., 1976). La teoría original establece que estas variaciones orbitales inducen cambios ligeros en la cantidad de insolación que llega al planeta, los cuales a su vez producen cambios pequeños y constantes en las zonas de nieve y los hielos perpetuos que derivan en cambios de la temperatura global, debido al alto albedo<sup>7</sup> del hielo. Así, esta hipótesis propone la retroalimentación del albedo del hielo como el principal conductor de los grandes episodios glaciales (sección 5.4). Dado que los cambios de capa de hielo se producen sólo en la escala de tiempo de varios miles de años, dicha teoría supone que las variaciones del clima deben ser muy lentas.

Hasta ahora, la teoría de Milankovitch ha brindado las bases para el entendimiento de los ciclos glacial-interglacial, al colocar a las variaciones orbitales como el elemento desencadenante del cambio climático del Cuaternario. Sin embargo, existen numerosas incertidumbres e incongruencias respecto a la teoría, derivados en cierto grado de la falta de entendimiento de la respuesta compleja del sistema climático y sus mecanismos internos de respuesta ante el forzamiento orbital. Diversas reconstrucciones muestran

\_

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> En esta teoría, nombrada en honor al astrónomo Serbio M. Milankovitch, se asume que la energía solar incidente en el planeta durante un año completo siempre es la misma (excepto en los cambios de excentricidad, en donde se admite un ligero cambio). La variación relevante radica en el diferente reparto de la energía a lo largo del año, en cada estación y en cada hemisferio, de acuerdo a los cambios en las características de la órbita a lo largo del tiempo.

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup>Excentricidad es la forma ligeramente elíptica de la órbita terrestre.

<sup>&</sup>lt;sup>5</sup>Oblicuidad es la inclinación del eje de rotación de la Tierra respecto al plano de la eclíptica.

<sup>&</sup>lt;sup>6</sup>Precesión es el cambio lento y gradual en la orientación del eje de rotación de la Tierra, que hace que la posición que indica el eje de la Tierra en la esfera celeste se desplace alrededor del plano de la eclíptica, trazando un cono.

<sup>&</sup>lt;sup>7</sup> El albedo es un parámetro que indica el grado en que una superficie refleja la energía solar. Varía entre 0 y 1. Comúnmente se refiere a la "blancura" de una superficie, donde 0 significa negro y 1 significa blanco. Un valor de 0 significa que la superficie absorbe toda la energía entrante y un valor de 1 significa que la superficie refleja toda la energía entrante. Así, el hielo marino tiene un albedo mucho más alto en comparación con otras superficies de tierra, tales como el océano circundante.

cambios climáticos abruptos de escala global en periodos de tiempo mucho menores al necesario para que sean consecuencia de las variaciones orbitales, y por lo tanto no encajan en el esquema gradualista de la teoría de Milankovitch (e.g. Bond et al., 1992; Dansgaard et al., 1993; Jouzel, 1999; Steffensen et al., 2008). Por otra parte, en teoría, las variaciones en la precesión serían los eventos que afectan más fuertemente la estacionalidad climática anual y por tanto deberían provocar grandes cambios en el clima y la biota. En contraste, los cambios en la excentricidad, asociada a la distribución de la energía solar a través del año, conducirían a cambios de menor importancia. Sin embargo, en los registros paleoclimáticos de altas latitudes no se observa una respuesta a las oscilaciones en la precesión (dominadas por periodos entre 19 000 y 23 000 años) de la magnitud esperada. Los cambios más abruptos del Pleistoceno tardío, donde ocurrieron las grandes glaciaciones, se dieron en periodos de 100 000, mientras que los del Pleistoceno temprano éstos fueron de 42 000 años (Laskar and Joutel, 1993; Lisiecki, 2005; Muller and MacDonald, 1997; Wunsch, 2004). Así mismo, algunos registros de largo alcance temporal han revelado que se presentan episodios climáticos probablemente asociados con los cambios orbitales, pero que no son completamente congruentes con la teoría. Esto debido a que la magnitud de la respuesta del sistema climático en esos episodios (reflejada en cambios de la temperatura y el volumen de hielo) fue desproporcionada con respecto a la magnitud de los cambios orbitales (Cheng et al., 2009; Denton et al., 2010; Huybers and Denton, 2008; Imbrie et al., 1993; Winograd et al., 1992).

Los hechos antes descritos sugieren que el sistema climático no se comporta de forma lineal, y es altamente probable que las condiciones ambientales características de los ciclos glacial-interglacial no hayan presentado un patrón de variabilidad sistemática. De hecho, aparentemente cada ciclo experimentó un conjunto único de condiciones de los elementos del sistema climático, expresadas en términos de la distribución estacional y latitudinal de la radiación solar, el volumen de hielo, las concentraciones de gases de efecto invernadero, etc. Al parecer, los forzamientos solares han jugado un papel

fundamental como desencadenantes de los cambios climáticos, pero la respuesta ha sido en gran medida modulada por las características particulares de algunos componentes del sistema climático en un tiempo y espacio determinado.

La información concerniente a las respuestas ambientales a forzamientos climáticos durante intervalos donde la relación entre cantidad de insolación, volumen de hielo y temperatura, está fuertemente desproporcionada tienen el potencial de mejorar sustancialmente nuestro entendimiento del sistema climático global. En este sentido, el penúltimo interglacial (sección 5.4) o Estadío Isotópico Marino<sup>8</sup> 7 (MIS 7, por sus siglas en inglés), datado alrededor de los 230 ka, es uno de varios ejemplos en el registro paleoclimático de los últimos 500 ka que carece de concordancia en la relación insolación-temperatura-volumen de hielo. Así, su estudio brindaría información que podría ofrecer herramientas para un mejor entendimiento y contextualización de la teoría clásica de Milankovitch (Paillard, 2001).

Durante el MIS 7, una combinación de alta excentricidad, máxima precesión y baja oblicuidad, dió lugar a cambios de insolación de gran amplitud, de hecho la más alta de los últimos 900 ka (Berger, 1978, Jouzel et al., 2007). Sin embargo, los cambios en el volumen de hielo y las concentraciones de gases de efecto invernadero durante el mismo periodo moderadas, parecen haber sido relativamente mostrando desproporcionada al forzamiento de insolación. Así, el estudio del MIS 7 puede proporcionar información valiosa sobre la respuesta del sistema climático al forzamiento orbital. De particular interés resulta su estudio en zonas tropicales, debido a su papel determinante en el balance energético del planeta y en la regulación del ciclo hidrológico. Entender las respuestas ambientales podría aproximarnos al entendimiento del rol de estas latitudes en los cambios climáticos del pasado.

\_

<sup>&</sup>lt;sup>8</sup>Los Estadíos Isotópicos Marinos son periodos establecidos de acuerdo a la temperatura promedio del fondo del océano, derivada de isótopos de oxígeno de diversos registros marinos, que revela la alternancia de épocas glaciales e interglaciales o cálidas a lo largo del Cuaternario. Se ordenan numéricamente, con cifras pares para los episodios glaciales e impares para los cálidos o integlaciales, siento el MIS 1 el periodo interglacial moderno (Holoceno).

Hasta ahora, los registros sedimentarios derivados de lagos como Quexil (Curtis and Hodell, 1996, Leyden et al., 1994b) o Petén-Itzá (Anselmetti et al., 2006, Correa-Metrio and Bush, 2012, Islebe et al., 1996, Pérez et al., 2011), en Guatemala, han aportado gran cantidad de información respecto a las dinámicas climáticas de la Península de Yucatán durante los últimos 85 ka. Sin embargo, más allá de esta temporalidad, la información sobre la dinámica ambiental del área, aún es escasa (principalmente por la ausencia de registros continuos de largo alcance temporal).

En 2006, como parte de un proyecto del Programa Internacional de Perforación Científica Continental (ICDP, por sus siglas en inglés), siete núcleos largos de sedimentos fueron colectados en el lago Petén-Itzá, al norte de Guatemala (Hodell et al., 2006). Con una longitud de 95 m, el núcleo 1 (PI-1) abarca aproximadamente los últimos 200 000 años, temporalidad que fue posible establecer con base en una tefra ubicada en la parte basal de la secuencia sedimentaria (Mueller et al., 2010b). Así, el análisis del registro del núcleo PI-1 ofrece una oportunidad excepcional para documentar la variabilidad climática durante el MIS 7 y la transición al MIS 6, como también los procesos o fenómenos de diferentes escalas espacio-temporales de los que se derivó. La información generada de la documentación de la variabilidad climática del MIS 7 en la Península de Yucatán contribuirá a comprender el grado en el que difiere la respuesta del sistema climático a forzamientos de naturaleza relativamente uniforme, y eventualmente aproximarnos a las causas de tales diferencias. En este sentido, la comparación de las respuestas ambientales del penúltimo interglacial (MIS 7) y el moderno (MIS 1 u Holoceno) ofrece un gran potencial.

# 3 Objetivos

- 1) Documentar la variabilidad de la vegetación, y a través de esta el clima, al final del Estadío Isotópico Marino 7 y la incepción del Estadío Isotópico Marino 6 en la Península de Yucatán, mediante el análisis del registro palinológico sedimentario del lago Petén-Itzá.
- 2) Contextualizar los cambios ambientales revelados por la secuencia palinológica del Lago Petén Itzá desde el final del Estadío Isotópico Marino 7 hasta el Estadío Isotópico Marino 6 en términos de los cambios globales revelados por registros marinos y polares.
- 3) Comparar las condiciones que caracterizaron el penúltimo interglacial (MIS 7) con aquellas que han dominado el Holoceno en la Península de Yucatán.

## 4 Hipótesis

Por la ubicación de Centro América en el globo terráqueo, las condiciones climáticas, y por ende la vegetación de la región, han estado estrechamente asociadas con los cambios climáticos globales. De esta manera, los cambios globales que se produjeron a escala orbital se verán reflejados a través de cambios de composición y estructura de la vegetación regional. Dada esta hipótesis y considerando que el registro analizado en el presente trabajo abarca aproximadamente entre 210 000 y 170 000 años antes del presente (B.P., por sus siglas en inglés), se puede esperar que la variación climática de este sitio a escala orbital, esté fuertemente relacionada a escala global con las respuestas del sistema climático a forzamientos exogénicos.

A escala sub-orbital, las observaciones en estudios previos del tiempo y magnitud de respuesta del sistema climático de las zonas tropicales frente a cambios en latitudes altas, impide correlacionar directamente los cambios registrados en el trópico con cambios de latitudes altas. En contraste, diversas investigaciones han propuesto que los cambios en el trópico pudieron derivar, en gran medida, de las variaciones en la insolación precesional en bajas latitudes. Esto ha sido particularmente documentado para el último glacial máximo en Petén-Itzá. Así, es posible que en el registro aquí estudiado, los cambios climáticos a escala sub-orbital, estén fuertemente influenciados por cambios en la cantidad de insolación precesional en 15°N.

### 5 Marco teórico

Este capítulo contiene información que brinda soporte teórico y conceptual a la presente investigación y la enmarca en un contexto comprensible. Se encuentra dividido en cuatro partes: la primera destaca la importancia de los estudios paleoambientales, así como las formas de aproximarse al mismo, mientras que la segunda describe el funcionamiento del sistema climático global haciendo énfasis en el sistema tropical y en los mecanismos del cambio climático. La tercera parte describe la dinámica climática del Cuaternario con particular atención en los Estadíos Isotópicos Marinos 7 y 6. Finalmente, en la cuarta parte se exponen generalidades sobre la relación entre la biota (particularmente la vegetación) y el cambio climático, tanto en el presente como en el pasado.

# 5.1 La importancia del estudio del clima en el pasado

En nuestra era, las actividades humanas han causado un importante impacto en el planeta, generando la alteración del funcionamiento de muchos de los sistemas naturales. El sistema climático no es la excepción, tal como lo revela el aumento del promedio mundial de la temperatura del aire y del océano, las condiciones extremas de temperatura y precipitación, la disminución de la nieve estacional y perenne, la fusión generalizada de hielos y el incremento del promedio mundial del nivel del mar, el planeta se está calentando (IPCC, 2007, Solomon et al., 2009, Karl and Trenberth, 2003, IPCC, 2013). Ante estos cambios climáticos, es necesaria la planificación precisa de estrategias de prevención, adaptación y mitigación. Sin embargo, aunque se ha avanzado en el entendimiento del sistema climático, aún persisten incertidumbres sobre la dinámica de dicho sistema, los efectos sobre la biota, el grado de influencia antropogénica, etc., que impiden el planteamiento de escenarios climáticos futuros sólidos y por tanto, de la

formulación de estrategias apropiadas (Zawiska et al., 2013, Smol and Douglas, 2007, Karl and Trenberth, 2003).

A medida que avance la comprensión del sistema climático, podrán formularse modelos de mayor confiabilidad que brinden soporte a las estrategias para enfrentar los cambios futuros. Pero, comprender el clima, implica estudiarlo desde el pasado remoto, pues los registros climáticos instrumentales abarcan solo una ínfima fracción de la historia climática de la tierra y por lo tanto proveen una perspectiva inadecuada del mismo (Bradley, 1999). Así, además de la importancia intrínseca que posee el estudio del clima en el pasado, también cobra relevancia al ser la clave para comprender el presente y anticipar las variaciones climáticas del futuro.

Una de las épocas más apropiadas para el estudio del clima del pasado, con miras a comprender el presente y predecir el futuro es el Cuaternario<sup>9</sup> (ver anexo X). Durante este periodo tiempo se han presentado grandes cambios climáticos (posiblemente los más grandes de los últimos 60 millones de años), que han derivado en la configuración climática actual (Bradley, 1999, Pierrehumbert, 2010). Así mismo, desde el comienzo de Cuaternario el arreglo continental y el volumen de las masas de hielo polar ya presentaban su ordenación moderna, por lo que las circulaciones oceánica y atmosférica funcionaban de manera muy parecida a la época actual. Lo anterior permite que muchos de los procesos del sistema climático en el Cuaternario, puedan estudiarse a la luz del actualismo.

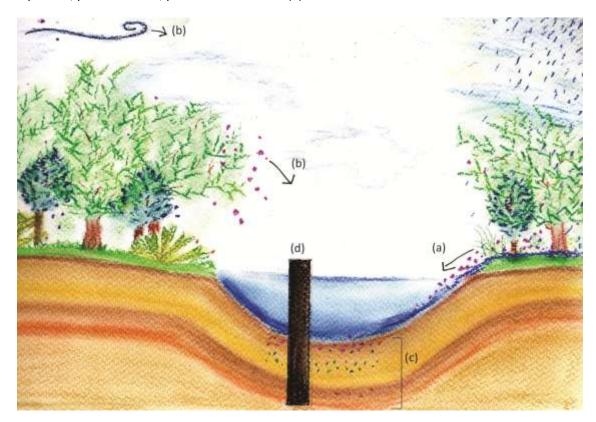
\_

<sup>&</sup>lt;sup>9</sup> El Cuaternario es el periodo geológico que, según las escuelas actuales, sigue al periodo Terciario y es el último de los periodos en que se divide la era Cenozoica; se extiende desde hace ~2.588 millones de años hasta la actualidad (COHEN, K. M., FINNEY, S. C. & GIBBARD, P. L. 2013. International Stratigraphic Chart. International Comission on Stratigraphy (IUGS).)

# 5.1.1 La Paleoclimatología y el polen fósil como herramienta de estudio

El estudio del clima en el pasado geológico corresponde al campo de la Paleoclimatología. Esta rama de la Paleontología reconstruye e interpreta el clima del pasado basándose en el estudio de fenómenos naturales que presentan una respuesta al forzamiento climático (formación de suelo, distribución de los organismos, etc.). Cada fenómeno provee un registro cuantificable del clima denominado proxy, el cual puede ser analizado para la formulación de hipótesis acerca del las causas del cambio climático (NOAA, 2010, Bradley, 1999)

**Figura 5.1.** Representación esquemática del transporte de los granos de polen (representados como puntos de colores) hacia el lago por arrastre de la lluvia o los ríos (a) y el viento (b). Los granos de polen son depositados en el fondo del lago, junto con los sedimentos, en capas ordenadas (c) que pueden ser recuperadas, para su estudio, por un núcleo vertical (d).



En la reconstrucción de los climas Cuaternarios es común utilizar evidencia proveniente de núcleos, tanto de hielo como de sedimento lacustre o marino, donde se analizan los proxies que tienen una relación climático-dependiente (p. ej. los elementos químicos de los sedimentos, los organismos, etc.) y que han sido depositados a lo largo del tiempo. Los núcleos tanto de hielo como de sedimento, están basados en el principio de horizontalidad original<sup>10</sup>. Determinadas geoformas (p. ej. Cuencas lacustres, fondo marino, cráteres volcánicos, etc.) funcionan como trampas, donde año tras año son depositados materiales que archivan el registro de la variabilidad ambiental. En las zonas continentales, los núcleos extraídos del fondo de los lagos proveen los mejores registros, a ellos llega el arrastres sedimentario de toda la cuenca que representan (algunas partículas también pueden llegar vía aérea). En estos sedimentos podemos encontrar proxies biológicos (granos de polen, esporas, restos de zooplancton, etc.) y proxies inorgánicos (elementos mayores y traza, composición isotópica, características sedimentarias, etc.) (Bradley, 1999, Sosa-Najera, 2013).

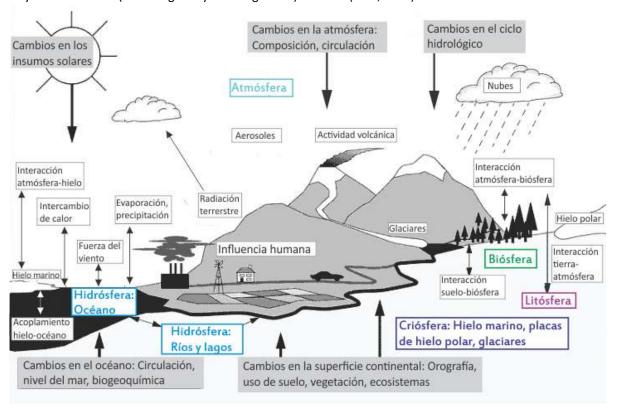
Uno de los proxies más útiles en la reconstrucción de la variabilidad climática es el polen, que provee un registro de los cambios pasados en la vegetación, que en gran medida son un reflejo de la variación climática. Cada año, millones de toneladas de granos de polen y esporas son lanzados a la atmósfera por las plantas en su proceso reproductivo. Muchos de estos granos no cumplen con su función reproductiva y se depositan en los paquetes sedimentarios lacustres (Bradley, 1999). Dichos paquetes sedimentarios se depositan en forma ordenada en el tiempo, constituyendo un archivo natural de la denominada "lluvia de polen." Así, al extraer un núcleo de sedimento se asume que éste, en cada una de las capas, contiene un conjunto de granos de polen que reflejan la vegetación en el momento que fue depositado (fig. 5.1). Las características morfológicas de los granos de polen

<sup>&</sup>lt;sup>10</sup> El principio de horizontalidad original, propuesto por el físico Niels Stensen (1638-1687), enuncia que los sedimentos se depositan horizontalmente, paralelos a la superficie de depósito y los estratos o capas inferiores son más antiguas que las capas superiores. Los estratos permanecen de esa manera salvo que actúe una fuerza sobre ellos y los modifique (MARSH, M. W. & KAUFMAN, M. M. 2013. *Physical Geography: Great Systems and Global Envitonments,* Cambridge, United Kingdom.

permiten su identificación taxonómica a diferentes niveles, ofreciendo una aproximación a la vegetación parental. Sin embargo, las relaciones polen-vegetación parental, raramente son uno a uno, haciendo necesaria la calibración de la señal polínica mediante la comparación de conjuntos de polen moderno (lluvia de polen) obtenido de los depósitos recientes con las condiciones ambientales modernas (Tejero-Díez et al., 1988, Birks, 2003).

### 5.2 Sistema climático

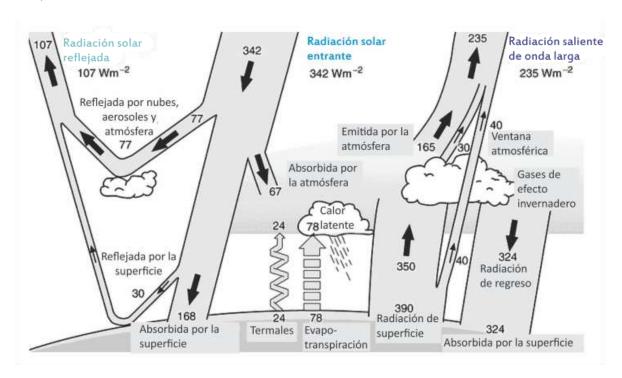
**Figura 5.2** Vista esquemática del sistema climático global, sus componentes (cuadros de colores), interacciones (cuadros blancos y flechas delgadas) y procesos de importancia en cambios climáticos mayores a 100 años (cuadros grises y flechas gruesas). Fuente: (IPCC, 2007)



El clima es un sistema complejo conformado por elementos endógenos como la hidrósfera, la atmósfera, la litosfera, la criósfera y la biosfera, así como por elementos exógenos, como el sol (fig. 5.2) (Bradley, 1999). Estos elementos interactúan para dar lugar a procesos vinculados entre sí (ej. el ciclo del agua, la circulación atmosférica,

etc.), que bajo determinadas dinámicas definen el clima de un espacio y tiempo determinado.

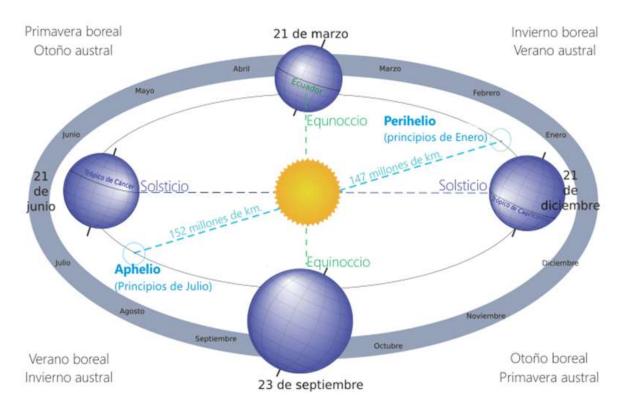
**Figura 5.3** Estimación del balance de energía media anual y global de la Tierra. Fuente (Trenberth et al., 2009)



De los componentes del sistema climático resulta de particular importancia el Sol, pues en forma de radiación electromagnética, aporta la mayor parte de la energía requerida en las dinámicas de dicho sistema (figs. 5.2 y 5.3). La cantidad media de energía solar que llega a nuestro planeta por metro cuadrado de superficie, llamada constante solar media, es de de 342 W·m² (fig. 5.3) (IPCC, 2007). Esta cantidad de energía que se encuentra distribuida en la Tierra, está condicionada por la distancia Tierra-Sol, dependiente a su vez de la forma de la órbita terrestre (una elipse de baja excentricidad). De la misma manera, la forma en que la radiación llega a la tierra depende de la posición del eje de rotación (inclinado en un ángulo de 23.4° denominado oblicuidad) (Rholi and Vega, 2012, Pierrehumbert, 2010). La combinación de excentricidad y oblicuidad, modula la radiación que llega a las

diferentes latitudes de la Tierra a lo largo del año, dando lugar a las estaciones (ver caja 5.1).

No toda la energía que llega a la superficie de la atmósfera se queda en la Tierra. Alrededor de un 30% de los 342 W·m² que se reciben son devueltos al espacio por la reflexión de las partes de color claro de la Tierra (hielos polares, nieve, desiertos, etc.) y las nubes, en un fenómeno denominado albedo. El 70% restante, es decir uno 240 W·m², es absorbido (fig. 5.3).



Caja 5.1 Las estaciones del año están determinadas por cuatro posiciones principales de la Tierra en su recorrido por la órbita (una elipse de baja excentricidad). Estas posiciones se encuentran opuestas dos a dos simétricamente y son nombradas Equinoccios y Solsticios. Durante los Equinoccios la Tierra recibe igual cantidad de radiación en ambos hemisferios (y por tanto los días y las noches son de igual duración) en cambio, durante los Solsticios, los hemisferios reciben una cantidad desigual de radiación (los días y las noches tienen duración diferente). El comienzo astronómico de las estaciones se produce cuando el planeta alcanza alguno de estas posiciones, por ejemplo, la primavera comienza en un equinoccio de primavera y dura hasta el solsticio de verano y así sucesivamente. A causa de la inclinación del eje de rotación, las estaciones del año no se producen al mismo tiempo en ambos hemisferios, sino que están invertidas (p. ej. cuando en el hemisferio boreal, es verano, en el hemisferio austral es invierno).

Como consecuencia de la forma orbital, las cuatro estaciones no tienen la misma duración, pues la Tierra se mueve con mayor velocidad cuando está más próxima al Sol, cuyo punto más cercano se denomina Perihelio (la Tierra recibe la mayor cantidad de radiación), y más lento cuando se encuentra más distante, cuyo punto más lejano es el Aphelio (la Tierra recibe ~3.5 % menos radiación). Esta velocidad diferencial en el movimiento de traslación de la Tierra, provoca que el rigor de cada estación no sea el mismo en ambos hemisferios, pues el invierno boreal es menos frío que en hemisferio Sur, mientras que el verano austral es más caluroso que en el hemisferio Norte.

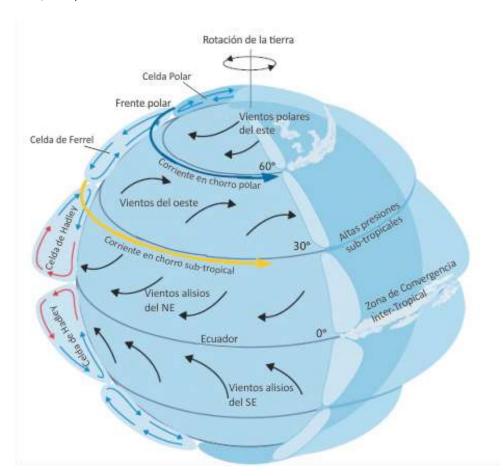
Como consecuencia de la forma circular de la Tierra, la absorción es mayor en las zonas ecuatoriales que en los polos y es mayor en la superficie de la Tierra que en la parte alta de la atmósfera (Trenberth et al., 2009) (fig. 5.3). Este hecho, es retomado más adelante, para denotar su importancia en muchos fenómenos de convección y transporte de calor por las corrientes atmosféricas y fenómenos de evaporación y condensación.

Para equilibrar la energía absorbida, la tierra debe irradiar de vuelta al espacio en promedio la misma cantidad (240 W/m²). Esto se lleva a cabo mediante la emisión continua de radiación de onda larga en todo en el planeta (desde un incendio hasta un objeto caliente). Para emitir 240 W/m², una superficie tendría que tener una temperatura promedio de ~-19°C, lo cual es mucho más frío que las condiciones que se experimentan en la Tierra (de ~14°C). De hecho, las temperaturas necesarias menores a -19°C solo se encuentran a una altitud de ~5 km sobre la superficie. La razón por la que la temperatura de la superficie es más cálida, es la presencia de gases de efecto invernadero, que evitan la salida de gran parte de la radiación de onda larga de la superficie (fig. 5.3). Los 150 W/m² de diferencia entre este valor y los 240 W/m² realmente emitidos son los atrapados por estos gases, siendo esta energía la responsable de los 33°C de diferencia (Bridgman and Oliver, 2006, Rholi and Vega, 2012, IPCC, 2007).

Una parte de la energía que llega a la tierra no es regresada a la atmósfera como radiación de onda larga, sino como energía térmica y evapotranspiración. La energía que permite la evaporación del agua de mar o el agua dulce, es liberada cuando se

condensa el vapor de agua en las nubes. La liberación de ese calor latente, a la que se suma la diferencia en la distribución energética de la tierra, es a la responsable de la circulación atmosférica.

**Figura 5.4** Modelo idealizado de circulación atmosférica. Se observan las tres celdas convectivas, los vientos que circulan en cada una de ellas y la localización de las corrientes en chorro. Fuente: (Lutgens and Tarbuck, 2001)



Cuando las masas de aire entran en contacto con la superficie de la tierra, se calientan y elevan por densidad, produciendo a nivel de suelo una depresión o zona de baja presión. Alternativamente, cuando estas masas alcanzan la atmósfera alta, se enfrían y

descienden, formando anticiclones o zonas de baja presión. Esta circulación cíclica se organiza a escala planetaria según el balance energético, que se caracteriza por una acumulación de energía en latitudes bajas y un déficit en los polos (fig. 5.4).

La circulación global se ordena desde las altas presiones polares hacia las bajas presiones ecuatoriales, conformando en cada hemisferio tres celdas que se organizan en bandas latitudinales. El aire caliente y húmedo que sube de la superficie en las latitudes medias de baja presión, se desplaza hacia ambos polos al mismo tiempo que se enfría. Aproximadamente a 30° N de latitud, este aire tropical se encuentra con el aire frío polar y desciende de nuevo a la superficie, donde regresa al ecuador formando de vientos alisios. Esta celda tropical, conocida como celda de Hadley, transfiere el calor desde el ecuador hacia los trópicos. Entre los 30° y 60° se produce una celda inversa, conocida como celda de Ferrel, marcada por vientos que soplan del sur al norte, denominados vientos del oeste. Aún más al norte, el aire frío y denso de las zonas polares se desplaza hacia las latitudes templadas formando la tercera celda ó celda polar, caracterizada por los vientos del este (fig. 5.4).

Dado que la rotación terrestre afecta el desplazamiento de las masas de aire, los vientos que soplan desde las altas presiones hacia las bajas presiones son desviados hacia la derecha en el hemisferio norte y hacia a izquierda en el hemisferio sur (efecto de Coriolis) (fig. 5.4). El aire caliente y húmedo que sube del suelo en las regiones ecuatoriales de baja presión es desviado hacia el este durante su desplazamiento hacia el norte y se transforma hacia los 30° N en una potente corriente en chorro que domina la región de encuentro. Esta región se caracteriza por un frente térmico inestable que ocasiona perturbaciones atmosféricas, cuya actividad es muy eficaz para la transferencia del calor de sur a norte.

En el ecuador, ocurre el acoplamiento térmico de los dos hemisferios (Waliser y Gautier, 1993), caracterizado por la convergencia de los vientos alisios del NE y del SE, en una zona de baja presión conocida como la Zona de Convergencia Inter-Tropical (ZCIT), ahí la elevada radiación solar los calienta y por convección se elevan, aumentando la nubosidad

y la precipitación (fig. 5.4). Como la distribución global de radiación varía a lo largo del año, la posición media de la ZCIT cambia, provocando una migración estacional (fig. 5.5) (Mackenzie, 2010).

Este cambio estacional en la posición media anual de la ZCIT, afecta directamente el clima de América Central y particularmente la marcada estacionalidad de la Península de Yucatán (Magaña et. al., 1999).

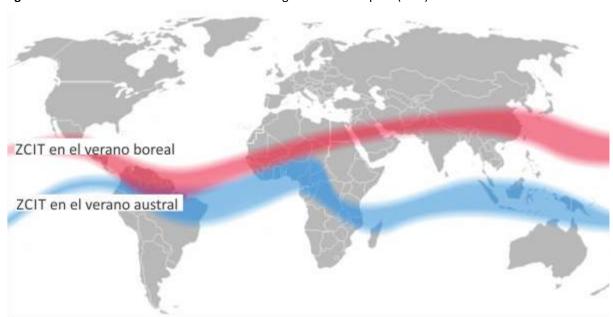
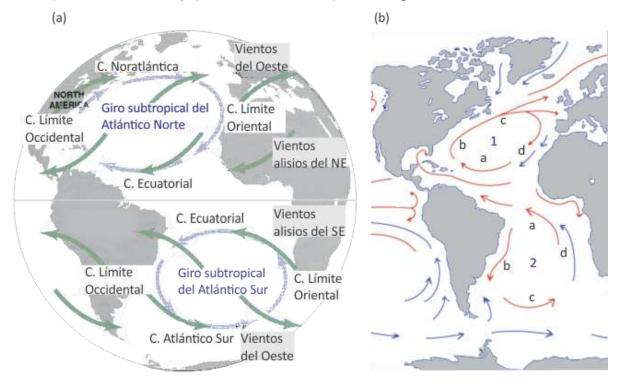


Figura 5.5 Posición estacional de la Zona de Convergencia Inter-Tropical (ZCIT)

La circulación atmosférica a su vez impulsa una gran parte de la circulación superficial de los océanos (corrientes y mareas). La fricción de los vientos sobre las aguas del océano las hace circular, causando cambios en la temperatura superficial y la salinidad del mar (fig. 5.6). Uno de los procesos más notables de la circulación superficial, es la corriente que pasa a través del Caribe y el Golfo de México, en donde el agua se calienta y evapora. La humedad que se genera es transportada hacia Centroamérica. La evaporación en esta región, incrementa la salinidad del agua superficial, permitiendo que el líquido remanente se enfrié hasta -2°C, volviéndose más denso. Con mayor densidad, estas aguas superficiales tienden a descender y circular hacia las costas de Groenlandia.

Figura 5.6 (a) Los vientos alisios y los vientos del oeste ponen en movimiento las masas de agua entre los trópicos y desarrollan las corrientes superficiales. En conjunto estas corrientes crean unas estructuras donde el agua gira en círculos, llamadas giros subtropicales. Hay 5 giros subtropicales en el mundo (el del Atlántico Norte, del Atlántico Sur, del Pacífico Norte, del Pacífico Sur y del Océano Indico). Los giros subtropicales rotan en sentido horario en el hemisferio norte, y antihorario en el hemisferio sur. (b) 1) Dentro del giro del Atlántico Norte se encuentran 4 corrientes: a) Corriente Norecuatorial, b) Corriente del Golfo, c) Corriente Noatlántica y d) Corriente de Canarias. 2) Dentro del giro del Atlántico Sur.



Ya en latitudes altas, estas aguas se enfrían y pierden aún más salinidad, volviéndose tan densas que migran a las profundidades, para circular de nuevo en dirección al Golfo de México. Esta corriente es conocida como Circulación Meridional de Retorno del Atlántico Norte (AMOC, por sus siglas en inglés). La AMOC tiene un papel fundamental en el clima global, pues regula el transporte de calor interhemisferico, así como el acoplamiento térmico de los dos hemisferios.

De manera distinta, la circulación oceánica profunda está conducida principalmente por las propiedades físico-químicas del océano, así como por la posición de los continentes, entre otros. De hecho, los continentes y los hielos polares también pueden afectar la circulación oceánica al variar la cantidad de aporte de agua dulce al mar y la fisiagrafía de las cuencas. Así, son muchos los factores que afectan la circulación oceánica, la cual, tanto superficial como profunda, tiene un papel preponderante en el sistema climático continental.

En resumen, el clima de la tierra es el resultado de la interacción de 3 factores principales: la energía solar, el efecto invernadero y la circulación atmosférica y oceánica. Hasta aquí, se ha descrito en términos generales, la manera en que todos los elementos del sistema climático interactúan para dar lugar a dinámicas que determinan la distribución del presupuesto energético de la tierra. Aunque estos elementos son muy diferentes en su composición, propiedades físico-químicas, la estructura y el comportamiento, todos están conectados por flujos de masa, energía y momento. Cabe mencionar que, aunque varios procesos y fenómenos no son mencionados en este apartado, todos los subsistemas están abiertos e interrelacionados.

### 5.3 Cambio climático

### 5.3.1 Variabilidad natural del clima

Considerando las dinámicas climáticas y los estrechos vínculos existentes entre todos sus elementos y procesos, se puede entender con mayor facilidad, el mecanismo del cambio climático. El clima varía naturalmente a diferentes escalas temporales y espaciales. En principio, se puede hacer una distinción entre las variaciones de origen interno y de origen externo, siendo las primeras resultado de las interacciones entre los componentes endógenos del sistema climático, y las segundas aquellas dependientes de cambios en los componentes exógenos, particularmente en la radiación solar (Baede et al., 2001, Le Treut et al., 2007).

Cuando se producen variaciones en algún elemento exógeno (principalmente en la radiación solar) los elementos endógenos son forzados al cambio. La respuesta de los elementos del sistema climático varía en tiempos y formas diferentes. Mientras en la atmósfera el tiempo de respuesta es relativamente corto, de días a meses, los océanos tienen un tiempo de respuesta mucho más largo, típicamente décadas y hasta siglos o milenios. La biosfera puede responder rápidamente, por ejemplo a las sequías, pero también muy lentamente a cambios de otra naturaleza. De hecho, aun sin cambios en los elementos exógenos, el clima puede variar como resultado de interacciones no lineales (sin relación simple entre causa y efecto) entre los componentes endógenos, las cuales pueden derivar a partir de estímulos aleatorios menores (Le Treut et al., 2007, Baede et al., 2001, Lenton et al., 2008).

En escalas espaciales, el clima local es mucho más variable que los climas regionales o el clima global, pero dichas variaciones se mantienen controladas por que son compensadas por variaciones opuestas en otro lugar. En cambio, a escala global, los cambios no son tan frecuentes, pero cuando ocurren regularmente se presentan de forma abrupta e irreversible. Considerando lo anterior, es posible decir que muchos de los procesos e interacciones en el sistema climático no son lineales, por lo que éste puede mostrar un comportamiento complejo, dependiente de cambios muy pequeños de las condiciones iniciales. Este comportamiento complejo dificulta, más no impide, el entendimiento del sistema climático.

### 5.3.2 Cambio climático abrupto

Como se mencionó en el primer apartado de este capítulo, la dinámica del sistema climático, impulsada principalmente por el forzamiento solar, da lugar a un determinado balance energético que conduce una tendencia climática estable. Cuando dicho balance es modificado hasta un punto crítico, el sistema climático cruza un umbral, provocando una transición a un nuevo estado energético estable. La tasa a la cual ocurre esta transición está determinada por el propio sistema climático, pero

ocurre más rápido que el cambio en la propia causa (Lenton et al., 2008, Alley et al., 2003). En otras palabras, inicialmente el sistema climático se encuentra en un estado de equilibrio múltiple bajo un determinado nivel de forzamiento (disponibilidad de energía). Cuando alguno o algunos de los procesos o fenómenos involucrados en dicho estado inicial son alterados de forma constante, el estado del balance energético comienza a transformarse hasta un punto crítico o umbral, que al cruzarse conduce a un cambio climático abrupto. Las transiciones de los estados hasta puntos críticos pueden ser bastante repentinas y pueden ser causadas incluso por cambios mínimos en los forzamientos (Crowley and North, 1988, Le Treut et al., 2007).

Para que ocurra una transición rápida de umbral entre diferentes estados climáticos, se requieren cuatro elementos: un desencadenante, un amplificador, una fuente de persistencia y un globalizador (Alley et al., 2003). Muchos factores desencadenantes se han identificado en el sistema climático. Por ejemplo, la desecación del Sahara durante la última parte del Holoceno está vinculada en el tiempo y espacio al forzamiento solar (Lenton et al., 2008): El Sahara se secó cuando el monzón africano se debilitó como respuesta a la reducción de la radiación solar entrante en verano (Zhao et al., 2005, Charney et al., 1975). Los desencadenantes pueden ser rápidos, lentos e incluso caóticos, donde múltiples desencadenantes pueden contribuir contemporáneamente.

Los amplificadores son abundantes en el sistema climático y pueden producir grandes cambios mediante un estímulo mínimo que actúa como iniciador de una serie de cambios en cadena. Este tipo de procesos se conoce como circuitos de retroalimentación positiva (Ahnert, 1998). Por ejemplo, la sequía puede causar la muerte de la vegetación, reduciendo así la evapotranspiración, que a su vez proporciona la humedad para una parte considerable de la precipitación en muchas regiones continentales, reduciendo aún más las lluvias y reforzando la sequía. Estas retroalimentaciones positivas pueden incluir sus propias fuentes de persistencia. La pérdida de vegetación reduce la capacidad de las raíces para captar agua, llevando quizás a la desertificación (Lenton et. al., 2005).

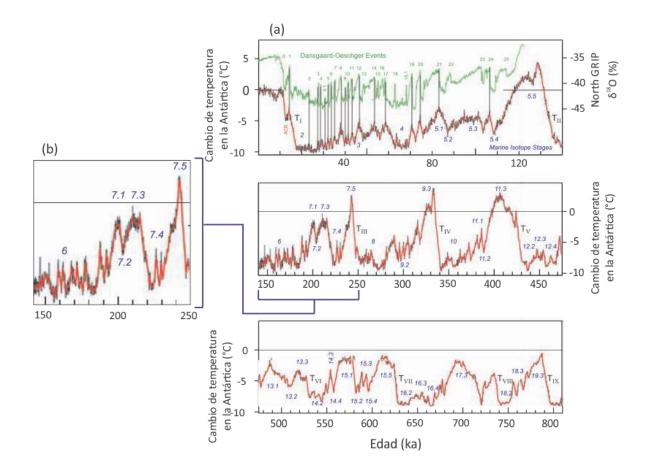
Mientras desencadenantes, amplificadores y fuentes de persistencia se identifican fácilmente, los globalizadores, que provocan la propagación del cambio climático a través de grandes regiones o incluso toda la Tierra, son menos evidentes. Los modelos de circulación general (MCG) forzados por causas hipotéticas de cambios climáticos abruptos a menudo simulan algunos cambios regionales bastante bien, pero subestiman los demás, y no funcionan para generar patrones de anomalías suficientemente generalizadas (Crowle y North, 1988). De aquí, la necesidad de datos empíricos que ayuden a entender el sistema climático global.

### 5.4 Cambio climático en el Cuaternario

Mientras el manto glaciar Antártico se formó en el Oligoceno, el del Ártico alcanzó su extensión moderna hace ~2.4 (2.6?) Ma, marcando el inicio del Pleistoceno, la primera época del Cuaternario (Zachos et al., 2001) (ver Anexo 1). El clima del Pleistoceno se caracterizó por cambios climáticos de gran amplitud y frecuencia, cuya principal impronta fueron oscilaciones considerables en el volumen de hielo de los polos (principalmente en el Ártico) (EPICA Community members et al., 2004).

Grandes núcleos de hielo polar, como el obtenido en la estación rusa Vostok, en la Antártica y el Dome C en Groenlandia, así como otros de sedimento marino, han proporcionado evidencia que señala que, al comienzo del Pleistoceno, los grandes cambios en el clima se presentaron en ciclos de ~ 42 ka (EPICA Community members et al., 2004, Petit et al., 1999, Jouzel et al., 2007, EPICA Community Members, 2006).

**Figura 5.7 (a)** Anomalías de temperatura en función del tiempo, en el registro del Dome C, en la Antártica, durante los últimos 810 ka. En la caja superior (con un eje de tiempo de mayor resolución), se muestra la correspondencia entre los Dansgaard–Oeschger (DO) del registro isotópico del *North Greenland Ice core Project*. (North GRIP) (numeración verde). Se indican en orden sucesivo los MIS (numeración azul), así como las terminaciones de los periodos glaciales (desde T<sub>1</sub> hasta T<sub>X</sub>). **(b)** Amplificación del registro de anomalías de temperatura durante el MIS 7 y el MIS 6.

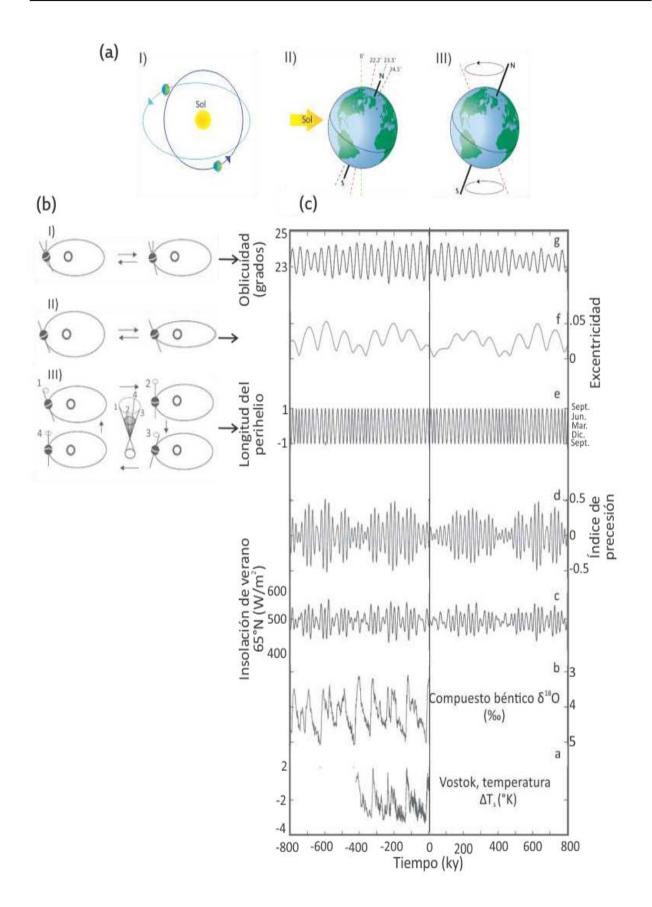


Estos consistieron en una alternancia entre episodios glaciales e interglaciales de alcance global. Hacia los 800 ka, la periodicidad de estos episodios cambió, y los episodios glaciales empezaron a tener una duración de ~ 100 ka, siendo interrumpidos por un calentamiento abrupto que daba pasa a un episodio interglacial de temporalidad variable (~30 ka). De manera gradual, dicho interglacial era sucedido por un nuevo episodio glacial de ~ 100 ka (fig. 5.7) (Petit et al., 1999, Jouzel et al., 2007, Jouzel et al., 1993, EPICA Community members et al., 2004).

En los núcleos marinos, las excursiones isotópicas negativas de  $\delta$ 180 revelan episodios glaciales, mientras que excursiones positivas indican episodios cálidos o interglaciales (Zachos et al., 2001) (fig. 5.7). Por esta razón a partir de los 800 ka cada episodio se denomina Estadío Isotópico Marino o MIS, por sus siglas en inglés, más un número impar para los interglaciales y uno par para los glaciales (p. ej: el interglacial moderno

es el MIS 1, mientras que el último máximo glacial y la deglaciación constituyen el MIS 2 (Stratton et al., 2000). De esta numeración se excluye el MIS 3, pues aún no está completamente definida la tendencia del clima global durante este episodio. Así, el MIS 7 es considerado el penúltimo interglacial (fig. 5.7).

Para explicar estas grandes oscilaciones en el clima del Pleistoceno, la "teoría de Milankovitch" es la más recurrida (ver caja 5.2). Dicha teoría sugiere que variaciones en los parámetros orbitales de la Tierra causaron cambios en la insolación recibida, que a su vez derivaron en las anomalías observadas en el registro climático global. Específicamente, esta teoría en sus postulados más puros propone que los ciclos climáticos tienen su origen en latitudes altas, como consecuencia de cambios de volumen en la capa de hielo, inducidos por cambios en la insolación de verano local (Denton and Hughes, 1983, Imbrie et al., 1984, Hays et al., 1976). Así, cuando los veranos en altas latitudes son lo suficientemente fríos, pueden mantener la nieve invernal que se acumulará año tras año produciendo el crecimiento del manto glacial (Hays et al., 1976, Paillard, 2001). Este proceso de acumulación de hielo, puede ser amplificado por retroalimentación positiva, donde la nieve acumulada refleja más energía al espacio, produciendo un enfriamiento mayor y por tanto, más hielo (Mackenzie, 2010). Además, al aumentar el hielo disminuye el CO<sub>2</sub>, amplificando aún más el enfriamiento (NOAA, 2009).



Caja 5. 2 Teoría de Milankovitch. (a) Se basa en que el movimiento de la Tierra alrededor del sol tiene variaciones cuasi-periódicas en: I) La excentricidad orbital. Si la órbita es más elíptica la excentricidad es mayor. II) La oblicuidad del eje terrestre. Esto es el ángulo que forma el eje de rotación de la Tierra con respecto a su órbita. La variación en la oblicuidad tiene su efecto máximo en los polos. III) La precesión equinoccial. Ocurre que en un ciclo de ~23 ka, el eje de rotación de la Tierra va describiendo una figura cónica alrededor de una recta perpendicular al plano de la eclíptica (como el giro de un trompo). (b) La teoría señala que estas variaciones en los parámetros orbitales son cuasiperiódicas: I) La excentricidad varía en periodos de ~100 y 400 ka, oscila de una forma casi circular a una marcadamente elíptica. II) La oblicuidad varía en periodos de ~41 ka. Cuando el valor es alto, la diferencia de insolación estacional es grande y viceversa, si el ángulo fuese cero no habría estaciones. III) La precesión varía en periodos de ~11 ka. Así, hace unos 11 ka, el eje terrestre no apuntaba hacia la estrella Polar sino hacia la estrella Vega. A lo largo de los milenios van cambiando las fechas del perihelio y del aphelio. Hace 11.000 años el perihelio ocurría en Junio y el afelio en Diciembre, lo contrario de ahora. (c) Estas variaciones en los parámetros orbitales, afectan la severidad de la estacionalidad. Según Milankovitch, un periodo de veranos frescos en altas latitudes, conduce al crecimiento masivo de los mantos glaciales al disminuir la ablación veraniega (a la que se suma la retroalimentación del albedo del hielo). Por el contrario, la disminución de las masas de hielo se ve favorecida cuando la insolación veraniega en las latitudes altas es elevada y la insolación invernal es baja, produciendo veranos más cálidos (mayor deshielo) e inviernos más fríos (menor cantidad de nieve). La teoría paleoclimática tradicional indica que las glaciaciones y las desglaciaciones comenzaron por este mecanismo en las latitudes altas, particularmente del hemisferio norte y luego se extendieron al resto del planeta.

Para explicar más detalladamente la teoría, es necesario tener en cuenta que la distribución estacional y espacial de insolación no es estática en el tiempo. De hecho, se presentan variaciones "cíclicas" en la configuración orbital de la Tierra, las cuales son el resultado de las influencias gravitatorias de los otros planetas del sistema solar. La solución de las variaciones orbitales es caótica (sólo se ha calculado a 20 Ma) (Lisiecki, 2005) y por lo tanto, las fases de estos ciclos se vuelven susceptibles a la incertidumbre (Laskar and Joutel, 1993). Sin embargo, los periodos de algunas variaciones se consideran relativamente estables (cíclicas) y se han observado en los registros climáticos desde hace 20 Ma. A estas variaciones estables o regulares en los parámetros orbitales es a las que la teoría de Milankovitch atribuye los cambios en los registros del Cuaternario. El principal argumento es que variaciones en la oblicuidad, la precesión y las frecuencias de excentricidad, tienen un papel preponderante en el

cambio climático al regular la cantidad y forma en que la energía solar llega a la superficie terrestre.

La oblicuidad afecta la severidad de las estaciones, pues de su magnitud depende la distribución estacional de la insolación. Por ejemplo, alta oblicuidad implica alta insolación en latitudes altas y menor en latitudes bajas durante el verano boreal. En el invierno boreal, ocurre lo contario, más insolación en las bajas latitudes que en las altas. En resumen, alta oblicuidad implica alta estacionalidad. La oblicuidad también produce una pequeña variación neta de insolación anual en función de la latitud. El rango de oblicuidad de la Tierra en los últimos 6 Ma es de 22 a 24° (Laskar and Joutel, 1993). Su periodicidad primaria es de 42 ka, pero experimentan una modulación de amplitud significativa con una cuasi-periodicidad de ~1.2 Ma (Lisiecki, 2005).

La precesión cambia la dirección del eje de rotación y se debe al efecto giroscópico que produce la rotación de la Tierra. Este movimiento determina qué hemisferio enfrenta al Sol en los momentos de más cercanía (perihelio) o más lejanía (aphelio) de la órbita (actualmente el hemisferio sur es que se enfrenta al Sol durante el perihelio, los primeros días de enero, en el verano austral). La precesión se mide con frecuencia como el ángulo entre la longitud del perihelio (la posición orbital más cercana al Sol) y el equinoccio de primavera, y está caracterizada por una periodicidad de entre 19 y 23 ka. La precesión afecta la estacionalidad de todas las latitudes, alterando la distancia Tierra-Sol durante cada temporada. Por ejemplo, en el hemisferio norte el verano es más cálido cuando ocurre en el perihelio, esta configuración también se traduce en inviernos cálidos del sur, veranos fríos del sur y los inviernos fríos del norte. La precesión no tiene ningún efecto neto sobre la insolación anual en cualquier latitud, y la fuerza de su efecto estacional es modulada por la excentricidad de la orbita del planeta (Lisiecki, 2005).

En el caso de la excentricidad, cuando esta es alta, las diferencias estacionales en la distancia Tierra-Sol son grandes, pero su efecto neto sobre la insolación anual se reduce a cambios de ~0.1%. La excentricidad varía principalmente en periodos cerca

de 100 y 400 ka y su rango en los últimos 6 Ma es de 0 a 0.06 (Lisiecki, 2005, Laskar and Joutel, 1993).

Hasta ahora, la teoría de Milankovitch ha sido la más recurrida para explicar el cambio climático de muchos registros del mundo. Sin embargo, los mecanismos específicos por los cuales los cambios de insolación producen las respuestas climáticas observadas en los registros del mundo, aún son poco conocidos (Paillard, 2001). Además, aún existen incertidumbres y discrepancias que impiden la completa aceptación de dicha teoría. Una de sus principales debilidades es el hecho de que, en la práctica, lo que afecta más fuertemente la estacionalidad climática es la precesión, seguida por la oblicuidad, mientras que la excentricidad provocaría cambios de menor importancia. Esto significa que las variaciones de insolación de verano en altas latitudes estaría dominada por los ciclos de precesión de entre 19 y 23 ka, y sin embargo, se ha observado que los cambios más importantes del Pleistoceno tardío han mostrado una amplitud 100 ka, mientras que el Pleistoceno temprano estuvo caracterizado por oscilaciones de 42 ka (Wunsch, 2004, Lisiecki, 2005, Laskar and Joutel, 1993, Muller and MacDonald, 1997, Huybers, 2006, Karner and Muller, 2000). Adicionalmente, dado que los cambios de capa de hielo se producen sólo en la escala de tiempo de varios miles de años, las variaciones del clima deben ser graduales y muy lentas. Sin embargo, los nuevos datos paleoclimáticos no encajan en el esquema de gradualidad clásica. Se han encontrado cambios climáticos globales de varios grados centígrados que sucedieron en solo décadas, generando un cuestionamiento obvio sobre el forzamiento orbital de dichos cambios (Paillard, 2001).

Existen otros elementos que debilitan la teoría orbital en su sentido más amplio. Diversos registros del mundo apuntan a un desfasamiento entre los forzamientos solares y los cambios climáticos en algunos momentos del Cuaternario (Paillard, 2001). Así, la evidencia de adelantos y retrasos en la respuesta del sistema de la tierra con respecto al forzamiento orbital precluyen una relación directa entre las variaciones orbitales y el volumen de hielo en la tierra (Loutre et al., 2007, Shackleton, 2000,

Karner and Muller, 2000, Jouzel et al., 2007). De hecho, una observación fundamental sobre la teoría orbital es que los cambios cíclicos en la insolación deberían causar una respuesta igualmente cíclica en el sistema climático global. Sin embargo, ha sido demostrado que los episodios de cambio climático no son un patrón lineal que se repite y que, más bien, cada ciclo climático ha experimentado una combinación única de condiciones: Factores como la distribución estacional y latitudinal de la energía, el volumen y la distribución de hielo polar, las concentraciones de gases de efecto invernadero, entre otros, variaron de un ciclo a otro.

Ante este escenario, han surgido diversas explicaciones sobre el cambio climático. Por ejemplo, algunos autores atribuyen las oscilaciones climáticas de 100 ka a variaciones en la inclinación orbital y no en la excentricidad (Muller and MacDonald, 1997). Otros indican que los forzamientos orbitales contribuyen en menos de 20% a los cambios climáticos, particularmente a los de 100 ka, sugieren que estos están definidos en su mayor parte, por procesos estocásticos (Wunsch, 2004).

Numerosas variantes de la teoría de Milankovitch han sido creadas para reconciliar esta discrepancia, y son conocidas colectivamente como las teorías del forzamiento orbital, debido a su énfasis en el papel que desempeña la configuración orbital de la Tierra en el control de la insolación.

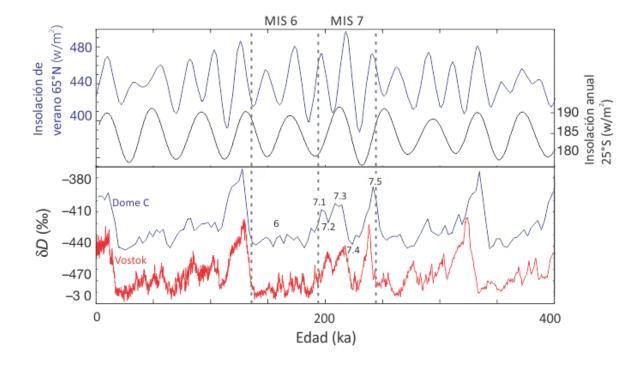
Así pues, la información sobre la reconstrucción de las respuestas ambientales en periodos donde la relación entre los forzamientos orbitales, la temperatura y el volumen de hielo es desproporcionada o desfasada, tienen el potencial de mejorar sustancialmente nuestra comprensión del sistema climático en general y de la naturaleza del cambio climático en particular.

## 5.4.1 Los Estadíos Isotópicos Marinos (MIS) 7 y 6

Durante el Antepenúltimo interglacial o Estadío Isotópico Marino 7, una combinación de alta excentricidad, máxima precesión y baja oblicuidad, dio lugar a cambios de alta amplitud en la insolación, los más altos de los último 900 ka, más sin embargo la respuesta de la tierra no parece ser sincrónica, pues los cambios en el volumen de hielo y las concentraciones de gases de efecto invernadero parecen haber sido relativamente moderadas (Jouzel et al., 2007, Petit et al., 1999, Roucoux et al., 2008, Shackleton, 2000, Desprat et al., 2006)

Datado alrededor de los 186-245 ka, el MIS 7 está conformado por cinco interestadiales, tres cálidos (7.1, 7.3 y 7.5) y dos fríos (7.2 y 7.4) (fig. 5.8) (Jouzel et al., 2007)

**Figura 5.8** Comparación del registro de Deuterio ( $\delta D$ ) (que refleja la variabilidad en la temperatura) en la Antártica (Vostok y Dome C), con el registros de insolación en altas latitudes (en el cuadro superior, curvas azul y negra). Se enfatiza el comportamiento de estos cuatro registros durante los episodios del MIS 7 y MIS 6. Imagen modificada de (EPICA Community Members et al., 2004).



En este interglacial la temperatura y el volumen de hielo no parecen responder proporcionalmente al forzamiento de insolación precesional (fig. 5.8), la insolación máxima se produce en MIS 7.3, mientras que las temperaturas máximas de la Antártida se producen en MIS 7.5 (entre 2 y 4°C mas altas que en ultimo milenio) y el volumen mínimo de hielo es registrado en MIS 7.1 y MIS 7.3 (Jouzuel, 2007 y Desprat et. al, 2007).

El MIS 6 es el penúltimo periodo glacial, datado en ~191 ka, del cual existe poca información disponible. Durante el penúltimo glacial la tierra experimentó condiciones climáticas límite que contrastan con las del último glacial (MIS 2-4). Más notablemente, la amplitud de insolación precesional fue relativamente grande en comparación con el último glacial, al parecer derivada de una excentricidad orbital mayor. Sin embargo, son pocos los registros que permiten documental las particularidades de este episodio.

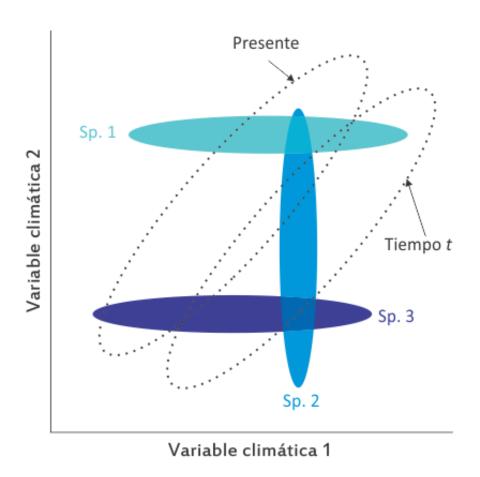
La comprensión de las respuestas ambientales en estos periodos climáticos, puede aportar valiosa información para el entendimiento de la dinámica planetaria. En este

sentido, de particular importancia resulta el estudio del trópico, debido al papel que desempeña en el control del balance energético de la tierra y en la regulación de la circulación atmosférica (Hodell, 2006 y Hodell, 2008).

# 5.5 El cambio climático y las comunidades vegetales

El nicho multidimensional o Hutchinsoniano es un hipervolumen *n*-dimensional, definido por la totalidad de condiciones bióticas y abióticas a las que una especie se adapta de forma exclusiva y en las que puede mantener sus poblaciones viables (Hutchinson, 1957, Townsend et al., 2008). Siempre que un hábitat se caracterice por condiciones ambientales que estén dentro de los límites aceptables para una especie, y que además contenga todos los recursos necesarios, las especies pueden potencialmente ocurrir y persistir ahí. Que esto ocurra o no, depende de otros factores como la capacidad que tenga la especie de llegar al hábitat, lo que a su vez depende de las facultades de colonización y la lejanía del sitio, así como de la interacción con otras especies que compiten con ella o se aprovechan de ella, etc. (Begon et al., 2006).

**Figura 5.9.** Modelo teórico del surgimiento de comunidades sin análogos, en respuesta a nuevos climas. El conjunto de los climas existentes en dos periodos de tiempo, el presente y un tiempo t, se representan con líneas punteadas. Los nichos fundamentales para tres especies se muestran en diferentes colores. Las asociaciones entre las especies pueden ocurrir solamente cuando sus nichos fundamentales se superponen entre sí y con el conjunto de los climas existentes en un período de tiempo determinado. Un ecologista de hoy en día, por lo tanto a veces observaría comunidades que contienen tanto especies 1 y 2, pero nunca observar co-ocurrencias de especies 2 y 3 (ni especies 1 y 3). Si surgen los climas adecuados, sin embargo, las especies 2 y 3 podrían coexistir, formando una comunidad no análoga, desde la perspectiva del ecologista de hoy en día.



Por lo general, la especie tiene un nicho ecológico más amplio del que se observa (Williams and Jackson, 2007). Es decir, hay varias combinaciones de condiciones y recursos que pueden permitir a la especie mantener una población viable, pero no todas estas combinaciones posibles ocurren al mismo tiempo. Por lo anterior, el nicho multidimensional se distingue entre el nicho fundamental y el nicho realizado. El primero describe las potencialidades globales de la especie, mientras que el segundo es más limitado, pues incluye solo el espectro de condiciones y recursos que una especie persista bajo una determinada combinación de factores (williams and Jackson, 2007 y Jackson and Overpeck, 2000).

En un hábitat determinado, múltiples especies pueden coexistir en un tiempo ocupando los diferentes nichos formados tanto por el espacio físico y sus características como por las interacciones entre los organismos, dando lugar a una

comunidad o ensamble (Begon et al., 2006). Así, a lo largo del tiempo, la compleja interacción de los procesos ecológicos y evolutivos que operan sobre los linajes pre-existentes, limitados por el espacio, el medio ambiente y el azar generan particulares patrones biogeográficos (Colwell and Rangel, 2010).

En el caso particular de las comunidades vegetales, uno de los principales factores abióticos que determina su estructura, distribución y dinámicas es el clima, pues muchos de los procesos morfo-fisiológicos de las plantas, dependen directamente de componentes del sistema climático como la radiación solar, los gases atmosféricos, el ciclo hidrológico, la temperatura, etc. Un claro ejemplo de lo anterior, es la distribución moderna de los ensambles vegetales a lo largo del gradiente ambiental que se forma desde las altas latitudes hacia las bajas.

Dado que las plantas son altamente sensibles al clima y que este ha variado ampliamente a lo largo del tiempo, particularmente durante los últimos dos millones de años, las especies han adoptado estrategias que les permiten hacer frente al cambio climático (Hewitt, 2000, Davis and Shaw, 2001).

Ante el cambio climático las especies vegetales pueden responder mediante tres estrategias elementales: plasticidad fenotípica<sup>1</sup>, evolución adaptativa o migración, pero dicha repuesta solo puede estar dentro de los límites marcados por el nicho fundamental de cada especie (Toledo, 1982, Nicotra et al., 2010, Hodkinson et al., 2011, Parmesan and Yohe, 2003, Jackson and Overpeck, 2000). Si el cambio climático conduce a dimensiones que están fuera del nicho, entonces la especie corre el riesgo de extinguirse.

Así mismo, como la expansión de las especies dentro del rango de su nicho es controlada por las tasas evolutivas (determinadas en parte por el tiempo generacional y las características genéticas) si la velocidad del cambio climático excede la capacidad de respuesta de los organismos, también tiende a la extinción (Toledo, 1982, Hodkinson et al., 2011, Thomas et al., 2004, Jackson and Overpeck, 2000).

Es importante resaltar que la respuesta al cambio climático es dada a nivel específico. Esto cobra relevancia al considerar que no todas las combinaciones de variables en las que puede sobrevivir una especie se realizan al mismo tiempo y por lo tanto, en un momento determinado las especies solo expresan una parte de su nicho. Cuando un cambio climático genera una nueva combinación de variables ambientales, las especies pueden expandirse en proporciones previamente latentes de su nicho (Williams et al., 2007, Jackson and Overpeck, 2000). Dependiendo de la nueva combinación de variables, hay una particular disponibilidad del ambiente, donde grupos de especies pueden co-ocurrir en algún tiempo, pero otras no (fig. 5.9).

Como el clima es un sistema complejo, el cambio de este puede conducir a nuevos estados climáticos que conducirán la desagregación de algunas especies y a la agrupación de otras. Climas nuevos pueden generar ensambles vegetales nuevos (Williams and Jackson, 2007), a los que se denomina comunidades no análogas (fig. 5.8) (por la ausencia de un equivalente moderno) (fig. 5.9).

Contextualizando esta estrecha relación entre el clima y las plantas, en el marco del tiempo geológico, cientos de diagramas de polen demuestran la sensibilidad de la vegetación al clima, y proporcionan registros regionales del reajuste de los ensambles (en el tiempo y en el espacio) en respuesta al cambio climático. En estos registros se pueden apreciar las tasas de cambio, que en Cuaternario variaron ampliamente, p ej.: localmente son apreciables cambios de temperatura tan rápidos como varios grados centígrados en unas décadas o tan lento como 1°C por milenio.

### 6 Antecedentes

El presente capítulo se encuentra dividido en tres partes: La primera consiste en la descripción cronológica del proyecto Petén-Itzá, en el que se enmarcan una importante cantidad de estudios del Cuaternario, incluido el presente trabajo. En la segunda parte se hace mención de algunas investigaciones basadas en el registro del lago Petén-Itzá, que aunque no cubren la temporalidad del registro del presente estudio, sí proporcionan información que permite comprender las dinámicas de la diversidad y el clima en otros episodios climáticos, glaciales o interglaciales (como lo son el MIS 7 y 6) en la región. Así mismo, en esta sección se mencionan investigaciones basadas en otros registros de Centro América que pueden brindar un marco de referencia para la interpretación del registro aquí analizado. Finalmente, en la tercera parte se hace referencia de los registros de otras latitudes que abarcan temporalmente el MIS 6 y el MIS 7, haciendo énfasis en los estudios del trópico americano. Si bien la mayoría de estos registros están basados en una cronología no bien definida, permiten contextualizar los cambios observados en el registro PI-1 en términos de los cambios globales, así como de los forzamientos climáticos que operan a diferentes escalas temporales en diferentes ambientes.

### 6.1 El Proyecto Petén-Itzá

Desde los años 60, las tierras bajas del norte de Guatemala han sido una importante fuente de material para estudios paleoambientales. Inicialmente, los estudios estaban enfocados en conocer el impacto de la civilización Maya sobre las condiciones ambientales regionales, así como reconstruir los cambios climáticos del Holoceno y sus

implicaciones para dicha cultura (Cowgill et al., 1966; Deevey et al., 1979; Rice et al., 1985; Vaughan et al., 1985; Binford et al., 1987; Leyden, 1987; Brenner et al., 1990; Islebe et al., 1996; Beach et al., 2006; Anselmetti et al., 2007).

Hacia finales de 1970, Deevey y colaboradores comenzaron la búsqueda de registros paleoambientales más antiguos, que abarcaran el Pleistoceno, justo en el corazón de la región Maya. Estos registros darían luz sobre los cambios climáticos dentro de la última edad de hielo en las tierras bajas del Neotrópico. Con este propósito, la búsqueda se enfocó en lagos profundos que hubiesen permanecido con agua aún en los periodos glaciales, mismos que se presumían secos. Sin embargo, hasta el desarrollo del proyecto de extracción de núcleos largos auspiciado por el *International Continental Scientific Drilling Program*, ICDP por sus siglas en inglés (Hodell et al., 2006), el núcleo más largo de la región era el del lago Quexil, el cual permitió la recuperación de 20 m de sedimento por debajo de la interface agua-sedimento (Leyden, 1984, Leyden et al., 1993, Leyden et al., 1994a). Desafortunadamente, dadas las limitaciones técnicas de la época, la sección del núcleo que abarca el Pleistoceno no contaba con una cronología sólida. (Comentario: Sin embargo, ofreció la oportunidad a reconstruir la vegetación del tiempo deglacial, que indico que la selva tropical del actual fue establecido en el Holoceno temprano, asociada con cambios hacia un clima más caliente e húmedo).

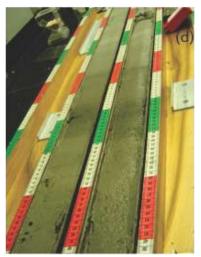
Estudios paleoambientales y paleoclimáticos posteriores en la región tuvieron como nuevo objetivo la reconstrucción de la dinámica climática tropical durante los periodos glaciales e interglaciales del Pleistoceno, así como explorar las relaciones con el Mar Caribe y otras latitudes mediante la comparación con otros registros (Hillesheim et al., 2005). Este nuevo enfoque permitiría conocer el rol del trópico en los cambios climáticos del Cuaternario, por lo que continúo la búsqueda de registros lacustres de largo alcance temporal (Mueller et al., 2010b).



Figura 6.1 Proyecto de perforación del Lago Petén-Itzá por el ICDP. (a) Plataforma GLAD 800 en el Lago Petén-Itzá (b) Vista superior de la plataforma GLAD 800. (c) Vista interior de un núcleo sedimentario del Lago Petén-Itzá. (d) Toma de muestras para análisis de proxies en los núcleos sedimentarios.







En 1999 estudios de reflexión sísmica revelaron que el Lago Petén Itzá en el Departamento de Petén, Guatemala, contaba con un importante paquete sedimentario. Era altamente probable que dicho paquete representara un registro continuo de la historia del Cuaternario tardío, pues dada la gran profundidad del lago (165 m), este muy posiblemente permanecía con agua aún durante los periodos más secos de finales del Pleistoceno (Hodell et al., 2006). En 2002, un estudio subsecuente de reflexión sísmica evidenció un paquete sedimentario de más de 100 m por debajo de la interface aguasedimento, evidenciando la posibilidad de obtener núcleos sedimentarios largos. De acuerdo a las tasas de sedimentación encontradas en el área, dichos núcleos probablemente abarcarían por lo menos los últimos 200 ka (Anselmetti et al 2006).

**Tabla 6.1** Localización, profundidad de perforación (mblf, metros bajo el fondo del lago) y porcentaje de recuperación de todos sitios del Lago Petén-Itzá perforados por el ICDP, en 2006.

				Profundidad de perforación (mblf)					
Sitio	Latitud	Longitud	Profundidad del lago (m)	Hole A	Hole B	Hole C	Hole D	Hole E	Promedio de recuperación (%)
PI-1	16°59.97' N	89°47.74' O	65	94.5	90.3	82.5			89.3
PI-2	16°59.97' N	89°44.69' O	54	66.5	41.2	82.4	42	68.5	86.3
PI-3	17°0.20' N	89°49.24' O	100	96.9	95.3	90			92.9
PI-4	17°0.33' N	89°50.77' O	150	67.4	46.1	25.4			86.7
PI-6	17°0.02' N	89°47.09' O	71	75.9	66.4	66.8			94.9
PI-7	16°59.72' N	89°47.68' O	46	133.2	122.8	63.8			92.1
PI-9	16°59.44' N	8947.65' O	30	16.4					91.8

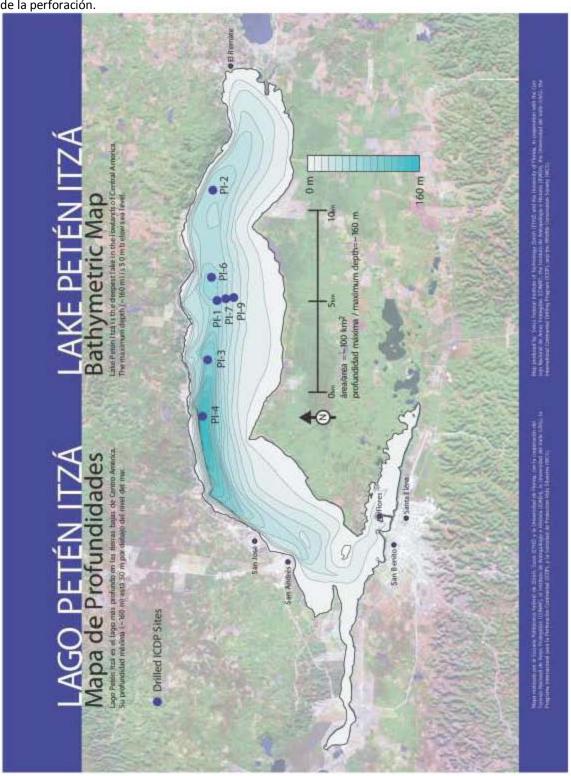
Con estos estudios realizados entre 1999 y 2002, se confirmaba que el registro paleoambiental y paleoclimático que ofrecía el Lago Petén Itzá, iba mucho más allá del revelado por el vecino Lago Quexil. Así, el Lago Petén Itzá fue perforado en la primavera de 2006 como parte del Programa Internacional de Perforación Científica Continental (ICDP, por sus siglas en inglés), utilizando la Plataforma de Perforación Global de Lagos 800 (GLAD 800, por sus siglas en inglés) (Hodell et al., 2006) (fig. 6.1). Se recuperaron siete

núcleos sedimentarios de diferentes sitios (figs. 6.1 y 6.2, tabla 6.1), denominados en lo sucesivo PI-1, PI-2, PI-3, 4-PI, PI-6, PI-7 y PI-9. En conjunto, estos núcleos contienen más de 1300 m de sedimento (Hodell et. al., 2006) y abarcan una temporalidad mayor a 200 ka. En la actualidad se encuentran almacenados en condiciones de preservación óptimas en el *National Lacustrine Core Repository*, en la Universidad de Minnesota.

### 6.2 Del Último Glacial Máximo al Holoceno: Registros de Centro América

EL registro paleoambiental continental más allá del último glacial en el norte Neotropical es bastante escaso. El registro polínico de un lago extinto en la localidad de El Valle, en las tierras bajas de Panamá, representa una de las investigaciones pioneras en Centroamérica (Bush and Colinvaux, 1990). Este registro abarca la historia ambiental de los últimos 150 000 ka, es decir el último ciclo glacial-interglacial completo. Este estudio revela que durante el periodo glacial, Quercus y otros taxa de bosque de montaña mantuvieron poblaciones significativas a ~700 m por debajo de su distribución actual. Poco antes del final de este periodo glacial (antes de ~14 000 ka.), Quercus descendió hasta ~1000 m por debajo de sus límites modernos. Este hecho sugiere un descenso importante en la temperatura de la región durante esa época, la cual probablemente estuvo entre 4 y 6 °C menos que en el presente durante algunas estaciones del año. Una observación interesante derivada del registro paleoecológico de El Valle, es el hecho que durante le glacial, taxa termófilos persistieron en las orillas del lago, conformando junto con los taxa montanos comunidades sin análogos modernos. Finalmente, el estudio indica que aunque el registro sugiere mucho menos precipitación que en los tiempos modernos entre 30 y 12 ka, el clima debió ser lo suficientemente húmedo para que los taxa de bosque tropical pudieran persistir en el área.

**Figura 6.2** Mapa batimétrico del Lago Petén-Itzá. Se muestra (puntos azules) la ubicación de los sitios perforados por el ICDP en 2006. Este mapa fue distribuido a la población y las autoridades del lugar antes de la perforación.



En 2009, el análisis polínico de un segmento del núcleo PI-6 del lago Petén-Itzá, que abarca los últimos 25 ka (Bush et al., 2009), permitió la reinterpretación de los datos derivados del registro del Lago Quexil (Leyden et al., 1993, Leyden et al., 1994b). La nueva interpretación, enmarcada en una cronología mejorada, sugiere que contrario a inferencias anteriores, el clima durante el último glacial máximo (UGM, cronozona establecida entre 23 y 19 ka antes del presente (Mix et al., 2001)) no fue seco, pues tuvo que ser lo suficientemente húmedo para mantener la cubierta forestal revelada por el registro. Así, el periodo más seco tuvo lugar durante la deglaciación, entre 18 y 11 ka.

Más recientemente, los estudios basados en el núcleo PI-6 del lago Petén-Itzá, han ofrecido evidencias sobre el clima y la vegetación de la región durante los últimos 86 ka (Hodell et al., 2008, Correa-Metrio and Bush, 2012). Los estudios palinológicos derivados de este núcleo revelan las dinámicas del clima y la vegetación del área (Correa-Metrio et al., 2012a, Correa-Metrio et al., 2012b). Estos estudios demuestran que las condiciones ambientales durante este periodo estuvieron fuertemente influenciados por cambios a escala milenaria en el Atlántico Norte. Los interestadiales cálidos registrados en Groenlandia (EPICA Community Members, 2006), se caracterizaron por condiciones relativamente cálidas y húmedas en Centro América, mientras que los estadiales de Groenlandia se caracterizaron por condiciones secas y frías, llegando a extremos en los que dominó la vegetación xérica. Es importante señalar que, por primera vez para Centroamérica, estos estudios se enfocaron en la cuantificación de los cambios en la vegetación y el clima. En estos se concluye que aunque la vegetación ha sido resilente, en los pulsos climáticos agudos cálidos o fríos, se presentaron asociaciones vegetales sin análogo moderno acompañadas de tasas excepcionalmente altas de recambio ecológico (Correa-Metrio et al., 2012a, Correa-Metrio et al., 2012b).

Investigaciones basadas en diferentes indicadores derivados del registro sedimentario del núcleo PI-6, confluyen en términos de un UMG caracterizado por condiciones húmedas (Pérez et al., 2011, Pérez et al., 2010, Hodell et al., 2012, Correa-Metrio et al., 2012a).

Aparentemente, la transición del glacial al Holoceno estuvo caracterizada por la alternancia de condiciones húmedas y secas. En este sentido, los cambios litológicos en los sedimentos de los núcleos de aguas profundas (> 50m bajo el nivel del agua moderna ) indican varios ciclos húmedo-seco que sugieren cambios en la humedad disponible (Hillesheim et al., 2005).

Respecto al Holoceno, el registro del lago Petén-Itzá revela cuatro eventos secos que ocurrieron en 11 200, 10 900, 10 700 y 10 400 ka (Hillesheim et al., 2005, Mueller et al., 2009). Estos episodios se correlacionan de forma similar con la variabilidad observada en el registro marino de la Cuenca de Cariaco, cerca de Venezuela, y los pulsos de aporte de grandes cantidades de agua al Golfo de México provenientes del deshielo de las capas glaciares de Norteamérica. Después de 10 350 años AP, el clima se volvió sustancialmente más húmedo que el que caracterizó el Holoceno temprano, un patrón que se repite en diferentes registros del Circum-Caribe (e.g. Hodell et al., 1991, Haug et al., 2001, Curtis et al., 1998).

Estos estudios de Pleistoceno y el Holeceno temprano, han permitido inferir que los cambios observados en la temperatura y la precipitación de las tierras bajas Neotropicales se relacionan con la intensidad de insolación durante el ciclo anual. Esta relación se ve mediada por los desplazamientos de la posición media latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical y el sistema de alta presión de Azores-Bermudas y en cierto grado, al acoplamiento de la respuesta océano-continental. Este mecanismo opera en escalas de tiempo milenarias a submilenarias y pudo haber respondido a los cambios en la radiación solar, agua de deshielo glacial del Atlántico Norte el hielo marino y la Circulación Meridional de Retorno del Atlántico Norte (Hillesheim et al., 2005).

El Holoceno temprano (8 600 a 5 600 años AP) estuvo caracterizado por un clima cálido, y una vegetación correspondiente a bosque tropical (Islebe et al., 1996) (Mueller et al., 2009). Alrededor de 5 600 años AP, este bosque fue reemplazado por vegetación abierta, sugiriendo condiciones más secas. Esta vegetación abierta precede a la aparición de *Zea* 

mays, sugiriendo que su ocurrencia en realidad fue el resultado de condiciones climáticas secas y estacionales y no de intervención antropogénica. La presencia de ocupación humana intensiva (civilización Maya) se hace notable en el registro polínico a través de incrementos en taxa de ambientes perturbados, como *Ambrosia*, Poaceae y particularmente *Zea mays* a partir de 2000 años AP. El bosque parece recuperarse hacia el año 900 AD, cuando nuevamente domina el grupo Moraceae-Urticaceae.

# 6.3 Del MIS 7 al MIS 6: Algunos registros globales y los registros del trópico

Hasta ahora, los registros provenientes de las zonas polares han permitido conocer la historia climática de aproximadamente los últimos 800 000 (EPICA Community members et al., 2004, Petit et al., 1999, Jouzel et al., 2007), lo cual ha derivado en un importante avance en la comprensión del sistema climático global. Sin embargo, a pesar del importante rol que desempeñan los trópicos en el sistema climático y de su alta diversidad, éstos permanecen pobremente documentados en términos de los cambios climáticos más allá 50 000 años antes del presente. La principal causa de esta falta de información, es la ausencia de registros sedimentarios de buena calidad que abarquen dichas temporalidades.

En Europa, se ha demostrado el importante rol que desempeñan las dinámicas de regiones polares a escalas milenarias en el clima regional y por tanto en la estructura de las comunidades vegetales. Las investigaciones basadas en el registro continental de Thenaghi Philippon, al noreste de Grecia, han revelado 450 ka de historia ambiental de la región (Tzedakis et al., 2003). El análisis de este registro sugiere que durante los periodos glaciales existió una estrecha correspondencia entre la media de la extensión del volumen de hielo en los polos y el tamaño de las poblaciones de árboles en el noreste de Grecia. Por otra parte, durante los interglaciales e interestadiales, el grado

de desarrollo de los bosques estuvo más estrechamente asociado con la insolación de latitudes altas y los regímenes climáticos asociados. En frecuencias suborbitales, picos de vegetación esteparia mostraron una frecuencia similar a aquella de eventos de desprendimiento de hielo en el Atlántico Norte, pero sin una amplitud proporcional. De cualquier manera, es evidente que refugios o microrefugios con condiciones particulares de relieve y clima dislocados de las condiciones regionales permitieron a las especies arbóreas persistir aún bajo condiciones desfavorables (Tzedakis et al., 2002).

Durante el MIS 7 (186 a 245 ka) en el noroeste de Grecia, se registran tres intervalos boscosos correlacionados con los picos cálidos 7e, 7c, 7a (Roucoux et al., 2008). Por su parte, los intervalos intermedios de vegetación abierta se correlacionan con los eventos fríos 7d, 7b y una oscilación siguiente a 7a. Porcentajes bajos de polen arbóreo durante MIS 7d reflejan de las condiciones muy frías y secas, concomitantes con un período de baja insolación en el hemisferio norte. Este periodo fue probablemente el resultado de una rara combinación de oblicuidad mínima y máxima de precesión. Por su parte, altos porcentajes de polen arbóreo a lo largo de 7b indican condiciones relativamente favorables para el desarrollo del bosque. Al igual que en el noroeste de Grecia, en el margen Ibérico, el MIS 7 (160 a 270 ka) se caracterizó por la alternancia de cinco periodos cálidos y fríos (Desprat et al., 2006).

Respecto al trópico americano, solo tres registros abarcan más allá de 200 ka. A pesar de que la cronología de estos tres registros no está completamente desarrollada, ellos ofrecen un contexto para entender los procesos regionales e interpretar el registro aquí estudiado. El registro sedimentario del Lago Fúquene, en los Andes Colombianos, abarca 284 ka de historia ambiental. El análisis polínico de este registro mostró coincidencia entre los cambios regionales de la vegetación coincide y el registro isotópico de oxígeno y temperatura de Groenlandia, particularmente en los cambios de ~100 ka. (Bogotá-A et al., 2011). La calibración del registro polínico del Lago

Fúquene en términos de temperatura media anual (TMA) muestra cambios de entre 7 y 10° durante los dos últimos ciclos galcial-intergalcial (Groot et al., 2011). Estos cambios de temperatura sucedieron dentro de pocos cientos de años, sugiriendo un estrecho vínculo de las dinámicas en el Atlántico Norte con las del la zona tropical. De hecho, mediante modelación numérica se demuestra que el volumen de hielo y los gases de efecto invernadero son los principales agentes de forzamiento en los cambios de TMA en los Andes, mientras que los cambios de insolación precesional no tuvieron un impacto significativo durante los dos últimos ciclos glaciales.

El registro sedimentario del Lago Titicaca, en los Andes Centrales abarca los últimos 370 ka (Hanselman et al., 2011 2007, Fritz, 2010), y muestra oscilaciones climáticas importantes ocurriendo a una frecuencia temporal de ~100 y ~21 ka, lo que sugiere su asociación con parámetros orbitales (Gosling, 2007). De igual manera, la secuencia polínica derivada del registro muestra que las comunidades que existieron en esa región no tienen análogos modernos. Así, la reconstrucción de la historia ambiental se basó en la abundancia de algunos taxa particulares, en conjunción con la concentración total de polen y el análisis de otros proxy. Bajas concentraciones de polen asociadas a valores altos de susceptibilidad magnética resultaron asociadas a periodos glaciales, mientras que las altas concentraciones de polen, relacionadas con cantidades considerables de CaCO<sub>3</sub> caracterizaron los interglaciales. La comparación entre los Interglaciales mostró diferencias importantes entre ellos. Mientras el MIS 5e y 9 presentan similitud y se vieron caracterizados por condiciones secas, el MIS 7 y 1 forman su propio grupo, caracterizados por condiciones más húmedas.

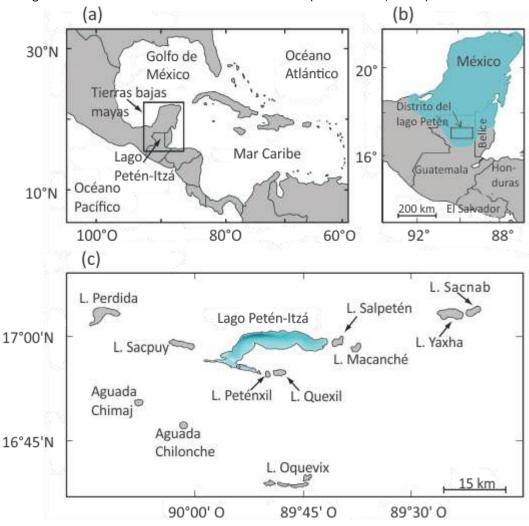
Finalmente, el afloramiento sedimentario Erazo, en el piedemonte amazónico de Ecuador, con una longitud de 17.3 m, revela un registro que abarca entre ~324 000 y 193 000 ka, donde se incluyen partes de los Estadíos Isotópicos Marinos 9, 7 y 6 (Cárdenas L. M. et al., 2011). El análisis de polen fósil y madera preservada muestra que la composición del bosque se alteró radicalmente en respuesta al cambio

climático-glacial interglacial. La presencia de macrofósiles de *Podocarpus* a ~1000 metros por debajo del límite inferior de su distribución moderna indica un enfriamiento relativo de al menos 5°C durante los glaciales y la persistencia de condiciones húmedas. Por otra parte, durante los Interglaciales, el registro de palmas fósiles fue interpretado como señal de climas cálidos y húmedos.

## 7 Área de Estudio

### 7.1 La península de Yucatán

**Figura 7.1** Mapa de la región Circum-Caribe mostrando las tierras bajas Mayas y la ubicación del Lago Petén-Itzá. B) Mapa de la Península de Yucatán con la ubicación de la zona lacustre de Petén. C) El distrito del Lago Petén en el norte de Guatemala. Modificado de (Mueller et al., 2010a)



De acuerdo a su delimitación política, la Península de Yucatán Mexicana abarca los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán. Sin embargo, al considerar características

geomorfológicas, geológicas, de paisaje y biota, surge una delimitación natural. En esta, patrones y procesos específicos definen claramente una unidad biogeográfica, con un área mayor, donde se incluyen los distritos del norte de Belice (Belize, Corozal y Orange Walk) y el departamento de Petén de Guatemala (fig. 7.1), conformando la Provincia Biogeográfica Península de Yucatán (Torres-Colin et al., 2009, Goldman and Moore, 1946, Barrera, 1962, Ryan, 1963, Ibarra-Manríquez et al., 2002, Espadas-Manrique et al., 2003, Fernández et al., 2012). Esta última delimitación es a la que hace referencia el presente trabajo.

La Provincia Biogeográfica Península de Yucatán se geoposiciona entre los paralelos 17° 50′ – 21° 30′ N y los meridianos 87° 00′ – 91° 00′ O. Mar adentro, su plataforma continental se extiende hacia el Norte y el Oeste, hasta el meridiano 29° 30′ W y entre los paralelos 22° y 24° N. Limita al suroeste por la sierra Madre del sur, al sur por las tierras altas de Chiapas y al sureste por las sierras del norte de Guatemala y las Montañas Mayas de Belice (Weidie, 1985, Ferrusquía-Villafranca, 1993). Abarca un área aproximada de 167 600 km² (Tamayo, 1999), con más del 95% de su territorio por debajo de los 200 metros de altitud, constituyéndose en una gran planicie costera (Barrera, 1962, Ibarra-Manríquez et al., 2002, Ferrusquía-Villafranca, 1993).

### 7.1.1 Marco Geológico

En la Península de Yucatán, se conjugan dos placas litosféricas: la Norteamericana y la del Caribe. La configuración geológica actual de la Península consiste en una plataforma con estratos de rocas calcáreas de origen marino que corresponden a diferentes periodos de sedimentación (Ferrusquía-Villafranca, 1993, Ward, 1985). La Península surgió durante el Cenozoico, desarrollándose a lo largo del Paleógeno y Neógeno y alcanzando su forma actual en el Cuaternario (Duch, 1991, Morán-Zenteno, 1984). En la superficie, es

reconocida una clara secuencia que va desde el Paleógeno hasta el Cuaternario (fig. 7.2) (Ferrusquía-Villafranca, 1998, Lugo-Hupb et al., 1992).

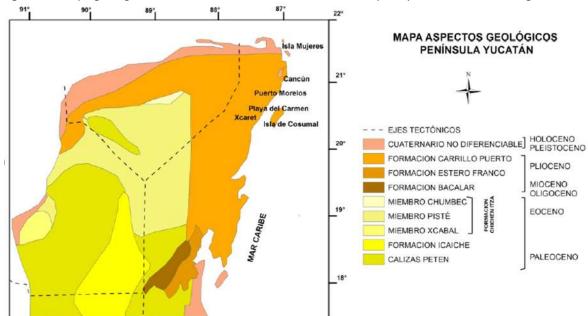


Figura 7.2 Mapa geológico de la Península de Yucatán mostrando las principales unidades estratigráficas

El material litológico más antiguo del área data de la época del Paleoceno. Con aproximadamente 63 Ma, los afloramientos más importantes de esta época se localizan al Sur de la Península, donde se reconoce la formación Icaiché (Ferrusquía-Villafranca, 1993, Vásquez, 2012, Lopez-Ramos, 1973, Morán-Zenteno, 1984). En la parte Norte y Oeste de la Península se encuentran afloramientos de roca caliza que datan del Eoceno (edad basal de aproximadamente 54 millones de años). Estos afloramientos son parte de la llamada Formación de Chichén Itzá, la cual está subdividida en tres miembros: el Chumbec formado en el Eoceno medio (o superior), el miembro Pisté del Eoceno medio y el miembro Xbacal del Eoceno inferior (Vásquez, 2012).

El material calizo del Periodo Paleógeno se encuentra rodeado, en dirección hacia la costa, por depósitos del Mioceno tardío y principios del Plioceno que están comprendidos dentro de la formación Bacalar, Estero Franco y Carrillo Puerto. Sólo dos pequeñas

regiones al Norte pertenecen al Oligoceno, mientras que al Mioceno-Plioceno solo pertenece la Sierra de Ticul, en la unión de los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo. La parte marginal de la Península es la más reciente y está formada por carbonatos depositados durante el Pleistoceno (Morán-Zenteno, 1984) (fig. 7.2).

#### 7.1.1.1 Historia Geológica

La historia geológica del pre-Cretácico en la Península es poco conocida. Respecto a esta, la datación de los plutones más antiguos, obtenidos por la perforación de pozos, han revelado que los basamentos en los que descansa la plataforma de la Península datan al menos del periodo Sílurico (Ferrusquía-Villafranca, 1998). Así también, es bien conocido el impacto de un Meterorito que provocó el cráter del Chixchulub y que caracterizó el fin del Mezosoico por contribuir grandemente a la extinción de los dinosaurios (Lopez-Ramos, 1973).

Después del Cretácico, la historia geológica de la región es más clara. Durante el Cretácico, la Península se encontraba cubierta por mares someros, y sobre ella se acumularon importantes espesores de carbonatos y evaporitas, que a su vez dieron origen calizas, dolomitas y yesos, todo esto en un entorno tropical de relativa estabilidad tectónica (Ferrusquía-Villafranca, 1998). Estas condiciones persistieron en el norte de la Península hasta el Neógeno. Sin embargo, en el Sur estas condiciones fueron interrumpidas en el Eoceno por una serie de eventos relacionados con el movimiento de las placas del Caribe, Cocos y Norteamericana, los cuales originaron cordilleras plegadas calizas dando lugar a un relieve ondulado. Al final del Oligoceno ocurrieron varias regresiones que sometieron este relieve a una fuerte erosión. En el Mioceno y parte del Plioceno, algunos movimientos tectónicos originaron un sistema de fracturas a lo largo del cauce del Río Hondo y otro a lo largo de la Sierra Ticul (Ferrusquía-Villafranca, 1998). A la par de estos eventos que ocurrieron desde el Cretácico hasta el Neógeno, la plataforma Peninsular fue emergiendo de forma gradual y relativamente constante (Ferrusquía-Villafranca, 1998). También, durante todo este periodo ocurrieron una serie de regresiones y transgresiones

que sometieron las pocas geoformas existentes a fuertes procesos erosivos (Smith, 1985, Lopez-Ramos, 1982, Ferrusquía-Villafranca, 1998).

Durante el Cuaternario, en el Pleistoceno, la zona costera de la Península presentó los mayores cambios, principalmente asociados a la inestabilidad climática. Ésta, en conjunción con una emersión lenta y desigual de depósitos calcáreos, terminó de moldear el relieve actual. La alternancia glacial-interglacial tuvo resonancia en series de transgresiones y regresiones del nivel del mar. Estas a su vez expusieron la plataforma marina a procesos terrestres y atmosféricos que derivaron en la erosión de valles y formación de cuencas, así como en la sedimentación de planicies y deltas (Ferrusquía-Villafranca, 1993).

La estabilización de la línea de costa correspondiente al último periodo interglacial se dio entre 5 y 8 m sobre el nivel del mar. Así, el norte de la ciudad de Mérida estuvo inundado por un mar somero, y se formaron ondulaciones de playa a lo largo de la línea de costa que se asocian con los actuales humedales costeros. Durante la última transgresión correspondiente al Holoceno, alrededor de 10 000 años atrás, el nivel del mar llegó a un nivel de 3 a 4 m por debajo del nivel actual, para posteriormente alcanzar sus niveles actuales de una manera paulatina. Así, se dio comienzo al depósito de sedimentos carbonatados del cuaternario en las áreas costeras actuales (Navarro, 2007).

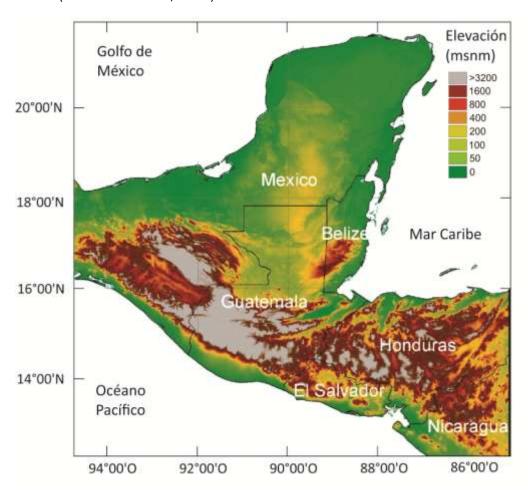
### 7.1.2 Características fisiográficas e hidrológicas

La Península de Yucatán puede considerarse una gran planicie continental, pues se presenta en ella muy poco relieve, el cual no supera los 500 msnm (fig. 7.3). Como principales excepciones se encuentran la Sierra de Ticul y la meseta de Zoh Laguna, con elevaciones de 275 y 400 m snm, respectivamente. La primera elevación se encuentra entre Campeche y Yucatán, mientras que la segunda se ubica al sur y es compartida por Quintana Roo y Campeche (Duch, 1991). Algunas otras geoformas que caracterizan el

paisaje de la Península incluyen cerros, montículos, altillos, planadas, hondonadas y cenotes (Miranda, 1958b).

Respecto a las características hidrológicas, como consecuencia de la heterogeneidad fisiográfica y de la alta permeabilidad (infiltración) que brinda la roca caliza, el norte de la Península carece casi por completo de una red de drenaje superficial. Esto es compensado con la extensa red de corrientes subterráneas que ha dado origen al particular sistema cárstico de la Península.

**Figura 7.3** Mapa altitudinal de la Península de Yucatán en metros sobre el nivel del mar (msnm). Modificado de (Correa-Metrio et al., 2012a)



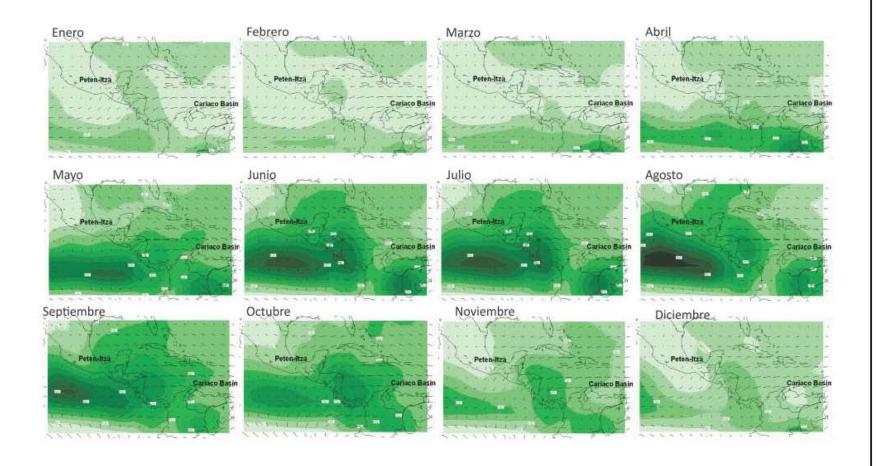
Las corrientes subterráneas alimentan los cenotes, poljes y sistemas de cuevas (con incluso cientos de metros de profundidad y decenas de kilómetros de longitud) (Ferrusquía-Villafranca, 1993), que quedan al descubierto por el derrumbamiento de las bóvedas de cavernas kársticas (Navarro, 2007). Hacia el sur de la Península, particularmente hacia Campeche y Guatemala, la precipitación presenta un gran aumento (hasta ~2000 mm al año) de tal manera en esta porción se presentan numerosos ríos superficiales y sus tributarios, así como algunas corrientes de agua temporales.

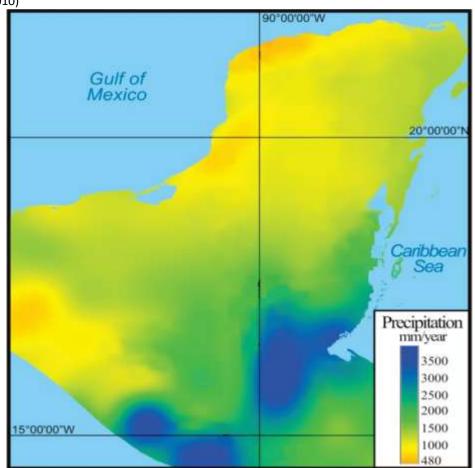
#### 7.1.3 Sistema Climático

La Península de Yucatán puede considerarse como una entidad regional desde el punto de vista climático, donde predomina el clima tropical con lluvias en verano (Aw, según Köppen modificado por García) (Hernández, 2007). Esto es bastante congruente en cuanto a la temperatura, pues esta se presenta de forma homogénea, tanto espacial como temporalmente. Esta homogeneidad es resultado del poco contraste altitudinal de la región, así como de la ubicación latitudinal de la Península, donde la radiación solar es relativamente constante a lo largo del año. Regularmente, Mayo es el mes más caliente (~30°C), mientras que Diciembre y Enero son los más frescos (entre los 21°C y 25°C). La oscilación térmica anual es entre 5°C y 7°C (Duch, 1991). Por otra parte, el régimen de precipitación está caracterizado por una distribución mucho menos homogénea. Se puede identificar una estación húmeda que va de Mayo a Octubre, y otra seca que va de Noviembre hasta Abril. Dentro de la temporada de húmeda, los meses de Julio y Agosto son típicamente un poco más secos, trayendo consigo la llamada canícula o pequeña sequía (Magaña, 1999). Este patrón estacional está relacionado con el movimiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y el sistema tropical de alta presión Azores-Bermudas (A-B). La temporada de lluvias coincide con el verano en el Hemisferio Norte cuando la ZCIT y la A-B se mueven hacia el norte (Hastenrath, 1997). Canales de baja presión conocidos como ondas tropicales son transportados por los vientos alisios a través del Atlántico hacia el Caribe, trayendo lluvias torrenciales, relámpagos y fuertes vientos hacia la costa este de la Península de Yucatán. Durante el invierno no hay precipitación, esto como consecuencia del movimiento de la ZCIT que se desplaza hacia el sur del ecuador, así como la A-B que migra al sur y domina en el mar Intra-Americano. En los registros históricos de precipitación de Yucatán, los déficits de lluvia son preponderantes mientras que los excesos son mucho menos evidentes (Giddings and Soto, 2003, Giannini et al., 2000).

En términos de su distribución espacial, la precipitación en la Península se caracteriza por presentar un gradiente que va en aumento de norte a sur (fig. 7.5). Varía desde 125 mm en el extremo noroccidental hasta más de 1500 mm hacia la porción sur (Duch, 1991), y en la mayor parte de la superficie su valor fluctua entre 800 y 1200 mm (Vásquez, 2012). Este gradiente está acompañado por una disminución en dirección sureste a noreste, la cual puede atribuirse a la ubicación de la Península. La corriente formada por masas de aire del Caribe y el Atlántico es húmeda y caliente, y es causante de la mayor parte de las condiciones climáticas de la Península. Sin embargo, la corriente del noroeste (procedente de Estados Unidos y Canadá) es fría y seca, y causa condiciones áridas en el norte de la Península (fig. 7.4) (Contreras-Arias, 1958).

**Figura. 7.4** Variaciones interanuales en la precipitación de la Península de Yucatán (escala de verdes, verde oscuro = máxima precipitación y verde claro = mínima precipitación). Esta distribución de la humedad es el resultado de la migración interanual de la ZCIT. Durante el verano boreal la ZCIT se traslada hacia el norte, alcanzando ~15°N y trayendo consigo una gran cantidad de humedad, en cambio, durante el verano austral la ZCIT migra hacia el sur, abandonando la región penínsular. Así, a lo largo del año en la Península alterna la dominancia de dos sistemas atmosféricos, pues cuando la ZCIT se encuentra en su posición norte máxima, la corriente del noroeste proveniente de E.U.A (fría y seca), permanece relegada a la punta norte de la Península (donde se presenta vegetación xerófila), en cambio cuando la ZCIT migra hacia el sur, la corriente del noroeste puede alcanzar latitudes más bajas.





**Figura 7.5** Mapa de cantidad de precipitación actual en la Península de Yucatán. Modificado de (Correa-Metrio, 2010)

### 7.1.4 Vegetación

La vegetación de la Península no es la más diversa de México. Sin embargo, la presencia de 2 477 especies vegetales en el contexto del clima extremo de la región (una larga estación seca y caliente), podemos considerar entonces que esta planicie costera tiene una diversidad importante (Fernández et al., 2012). Alrededor del 10% de las especies del área son endémicas (Ibarra-Manríquez et al., 2002),

representando una parte sustancial de la diversidad florística mexicana al incluir especies que solo crecen en la Península. La vegetación regional tiene una importante afinidad con elementos de las Antillas, más que con Centroamérica o el resto de México, incluyendo asociaciones vegetales únicas, como las selvas bajas inundables y los petenes (Espadas-Manrique et al., 2003, Fernández et al., 2012).

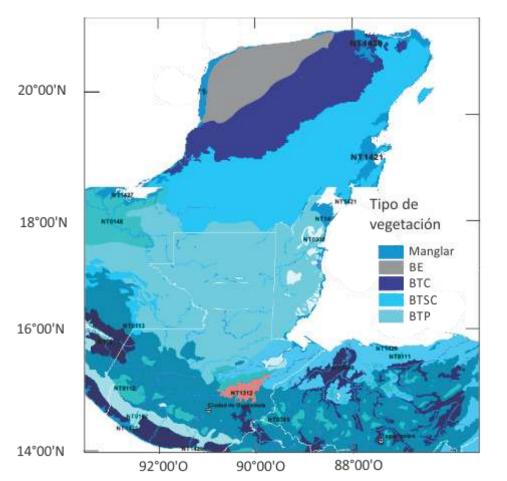


Figura 7.6 Mapa de vegetación actual de la Península de Yucatán. Modificado de (Correa-Metrio, 2010)

El clima es el factor que más influye en la distribución de las comunidades vegetales de la Península, aunque esta también se relaciona en un grado mucho menor con las pocas geoformas existentes y con la historia geológica de la Península. Conforme la precipitación disminuye de sur a norte, la vegetación cambia de asociaciones perennifolias a caducifolias (Miranda, 1958b, Miranda, 1958a). El patrón biogeográfico general de la Península se muestra hacia el norte, en un gradiente que va desde el bosque tropical perennifolio (BTP) al bosque espinoso (BE), con etapas intermedias de bosque subcaducifolio (BTSC) y bosque tropical caducifolio (BTC) (fig. x) (Wilson, 1980, Rzedowski, 2006, Ibarra-Manríquez et al., 2002) (fig. 7.6). También se presentan asociaciones vegetales de origen edáfico como Manglares y Pastizales. Entre todos estos, los tres tipos de vegetación predominantes son el BTP, el BTSC y el BTC (Rzedowski, 1990, Ibarra-Manriquez and Oyama, 1992, Rzedowski, 2006), por lo que se describen a continuación.

Bosque tropical perennifolio (BTP). Es el tipo de vegetación más abundante en la Península, y se encuentra distribuido en la mayor parte de los estados de Campeche y Yucatán, y se extiende hacia el sur hasta Guatemala. Esta formación vegetal se desarrolla entre 0 y 100 msnm y predominan árboles siempre verdes de más de 25 m de alto. En general, no todos los componentes son estrictamente perennifolios, pues algunos pierden sus hojas durante una corta temporada en la época seca del año, que a menudo coincide con la floración del árbol. A pesar de ello y debido a la falta de coincidencia del periodo de caída de las hojas entre las diferentes especies que la realizan, el bosque nunca pierde totalmente su verdor (Rzedowski, 2006). El BTP es la más rica y compleja de todas las comunidades vegetales, pues corresponde al clima Aw, donde no se presentan limitaciones hídricas o energéticas para el desarrollo de las plantas. La temperatura media anual en este tipo de vegetación no es inferior a 20°C, pero rara vez supera 26° C. La diferencia entre las medias del mes más frío y mes más caliente a menudo es menor de 6° C.

El BTP que se desarrolla en la Península de Yucatán tiene características particulares, pues este tipo de vegetación regularmente se desarrolla en regiones donde el número de meses secos por lo regular en menor de tres por año. En contraste, en la Península se presentan 5 meses de seguía al año, y sin embargo, se desarrolla este tipo de vegetación.

Adicionalmente, el BTP está usualmente asociado con regiones con una precipitación anual mayor a 1500 mm, y en el noreste de la Península este tipo de vegetación coincide con isoyetas de entre 1100 y 1200 mm (Rzedowski, 2006, Rzedowski and Calderón de Rzedowski, 2003). Una de las propuestas (Miranda, 1958a) para explicar este hecho, es que la proporción relativamente alta (16 a 27%) de precipitación que se recibe durante la mitad más seca del año, en esta región, permite la persistencia del BTP. Es posible asimismo que la alta humedad atmosférica constituya otro factor compensador, al igual que la regularidad y escasa variabilidad de la precipitación de año en año (Rzedowski, 2006).

El número de especies que componen el estrato superior del BTP es grande y a menudo no es fácil determinar cuál de los árboles es realmente el dominante. La complejidad del BTP es de tal grado que es considerado como varios bosques superpuestos. En efecto, por lo común se presentan tres estratos arbóreos más o menos bien definidos, además de otros dos o tres arbustivos y herbáceos. Las coníferas son muy raras en este tipo de vegetación, por lo que la biomasa está contenida en las dicotiledóneas, representadas por numerosas familias. De estas últimas es interesante notar que las Compositae, grupo más vasto de las fanerógamas con frecuencia faltan por completo en el bosque tropical perennifolio clímax, o bien están en muy escasa proporción (Rzedowski, 2006). Grupos casi siempre bien representados son: Rubiaceae, Orchidaceae y Leguminosae.

El bosque tropical perennifolio más característico de la Península de Yucatán, es el dominado por *Manilkara zapota*. Esta comunidad denomiada "zapotal" cubre buena parte de Campeche, Quintana Roo y Guatemala, se desarrolla en suelos profundos y relativamente bien drenados (Miranda, 1958b). Existen numerosas variantes florísticas y ecológicas del zapotal, como: *Manilkara zapota – Talisia olivaeformis, Manilkara zapota – Swietenia macrophylla, Manilkara zapota – Bucida buceras – Swietenia macrophylla o <i>Manilkara zapota – Metopium brownei*. Además de los mencionados, con frecuencia se encuentran los siguiente árboles: *Alseis yucatanensis, Lysiloma bahamensis, Bursera* 

simaruba, Drypetes lateriflora, Thouinia paucidentata, Sideroxy Ionmeyeri, Pouteria campechiana, Dipholissa licifolia, Licaria campechiana, Vitex gaumeri, Acacia dolichostachya, Pseudolmedia oxyphyllaria. También es comun encontrar en la Península los "ramonales," en los cual destacan Brosimum alicastrum, Protium copal, Talisia olivaeformis, Manilkara zapota, Chlorophora tinctoria, Exothea diphylla, Dendropanax arboreus, Sideroxylon meyeri y Trichilia minutiflora.

Bosque tropical subcaducifolio. El BTSC, es el segundo tipo de vegetación más abundante de la Península. En esta región, se distribuye a manera de transición entre las áreas del BTP y el BTC (fig. x). Ocupa una franja estrecha que se extiende en forma un poco ondulada desde cerca del Cabo Catoche hasta los alrededores de la ciudad de Campeche y luego se prolonga como una cinta más estrecha a lo largo de la costa, hasta el suroeste de Champotón (Miranda, 1958a, Rzedowski and Calderón de Rzedowski, 2003). Este tipo de vegetación puede catalogarse como termófila, pues la temperatura mínima extrema de 0°C es un factor limitante para su desarrollo.

La media anual de temperatura de las regiones en las que domina este tipo de vegetación siempre es mayor de 20°C, y la diferencia entre las medias mensuales de los meses más calientes y fríos del año no pasa de 5°C. La precipitación promedio anual está entre 1 000 y 1 600 mm. Sin embrago, el elemento que parece ser determinante para la proliferación de este tipo de vegetación es la distribución de la precipitación a lo largo del año (y no el promedio anual), pues se presenta una larga temporada de sequía de 5 a 7 meses de duración. En parte, sin embargo, esta sequía es atenuada por la humedad atmosférica que por lo general se mantiene elevada en este tipo de bosque.

Las comunidades vegetales que pertenecen al BTSC, presentan características intermedias en su fisionomía y en sus requerimientos climáticos entre el BTP y el BTC. Desde el punto de vista de su fisionomía y estructura en general se parece a la primera, pero en la fenología se asemeja a la segunda. Durante más de la mitad del año, el bosque a nivel de suelo es similar al del BTP, mientras que en los meses restantes las condiciones de

luminosidad son más favorables y existen plantas del sotobosque que aprovechan este periodo para realizar su floración. En general, la mitad o más de la mitad de los árboles son de hoja caduca, pero hay muchos componentes siempre verdes y otros que sólo se defolian por un periodo corto, a veces de unas cuantas semanas. Así, el BTSC presenta cierto verdor (con diferentes tonalidades de verde y a menudo también de otros colores), aún en las partes más secas de año. Las comunidades vegetales que se agrupan dentro del BTSC llevan comúnmente varias especies que comparten entre sí la dominancia, aunque rara vez pasan de cinco.

En la Península de Yucatán, la flora del BTSC registra una proporción marcada de endemismo que involucra sobre todo elementos que comparte con el BTC. El árbol más común del BTSC de la Península es *Vitex gaumeri*, que admite diferentes co-dominantes (Miranda, 1958a). En el noreste de Yucatán y en zonas adyacentes de Quintana Roo se desarrolla la asociación de *Vitex* y *Brosimum alicastrum*, en la cual también son frecuentes *Bursera simaruba*, *Caesalpinia gaumeri*, *Lonchocarpus longistylus* y *Lysiloma bahamensis*. En esta misma región, los bosques secundarios originados por destrucción de este tipo de vegetación están comúnmente dominados por *Cecropia peltata* y además se caracterizan por la presencia de *Bursera simaruba*, *Guettarda combsii*, *Gymnopodium antigonoides*, *Luehea speciosa* y *Lysiloma hemiendyta*.

Bosque tropical caducifolio (BTC). En la Península de Yucatán, este tipo de bosque ocupa la mayor parte del estado de Yucatán y una fracción de Campeche. Un factor ecológico muy influyente en su desarrollo es la temperatura mínima extrema, que no es menor de 0°C, mientras que la temperatura media anual es del orden de 20 a 29°C. Sin embargo el factor de mayor importancia en la definición de la distribución del BTC, es la precipitación a lo largo del año, la cual se caracteriza por dos estaciones bien marcadas, una lluviosa y otra seca. La estación seca regularmente abarca entre 5 y 8 meses consecutivos, por lo que la aridez en Diciembre y Mayo es bastante acentuada. La precipitación media anual varía entre 600 y 1200 mm.

La altura del BTC oscila generalmente entre 8 y 12 m, con los árboles que lo constituyen formando comúnmente un dosel de altura uniforme. Regularmente el BTC está conformado por un estrato arbóreo, aunque pueden presentarse hasta dos. El follaje es en general de color verde claro, con lo cual se distingue del BTP y el BTSC. La principal característica del BTC es la pérdida de sus hojas durante un periodo de 5 a 8 meses, presentando dos aspectos estacionales altamente contrastantes. La pérdida de las hojas afecta a la gran mayoría de los componentes de la comunidad y aunque la caída del follaje no es necesariamente simultánea para las diferentes especies, son muchos los meses durante los cuales se mantiene la fisonomía correspondiente al letargo estacional. Este se ve interrumpido ocasionalmente por el verdor de alguna cactácea u otro de los escasos elementos siempreverdes.

En la parte norte de la Península de Yucatán existía, en una gran área, un BTC que hoy está casi completamente desaparecido como consecuencia de las actividades humanas. En la franja costera de Yucatán existe otro tipo de BTC que oscila entre los 6 y 15 m y es de aspecto más xerófilo. En este último, es frecuente encontrar especies como *Bursera simaruba*, *Caesalpinia vesicaria*, *Ceiba aesculifolia*, *Chlorophora tinctoria*, *Diospyros cuneata*, *Guaiacum sanctum*, *Hampea trilobata*, *Metopium brownei*, *Parmentiera aculeata*, y *Piscidia piscipula*.

Bosque espinoso (BE). Este tipo de vegetación en la Península se presenta en forma discontinua, más o menos en forma de manchones (fig. x). Las comunidades que se incluyen en el BE tienen en común la característica de ser bosques bajos y cuyos componentes, al menos en gran proporción, son árboles espinosos. Se desarrolla a menudo en lugares con clima más seco que el correspondiente al BTC, pero a la vez más húmero que el propio de los matorrales xerófilo.

Las temperaturas medias anuales en el BE oscilan entre 17 y 29°C, mientras que la precipitación media anual varía de 350 a 1200 mm, con 5 a 9 meses secos. El BE generalmente tiene entre 4 y 15 m de altura y, a menudo, se observa como una formación

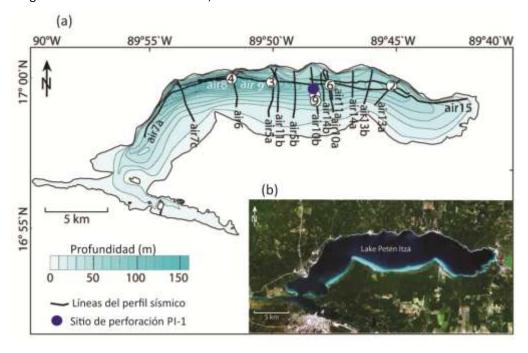
densa a nivel del estrato arbóreo. En general, las comunidades del BE son más o menos caducifolias. Lo común es un solo estrato arbóreo.

En la parte sur de la Península de Yucatán una variante del bosque espinoso es característica de los llamados "bajos" que son hondonadas con suelos profundos y mal drenados que se inundan temporalmente (Miranda, 1958a). Sin embargo, el área que estos ocupan es discontinua y poco cartografiable.

### 7.2 El Lago Petén Itzá

El Departamento de Petén, Guatemala, está situado al sur de la Península de Yucatán. En esta zona, los lagos se formaron a causa de la disolución de la piedra caliza, algunas veces, en combinación con movimientos tectónicos. Así, y los sistemas acuáticos muestran una gran variedad de morfometrías (Brenner et al., 2002).

**Figura 7.7** (a) Mapa batimétrico del Lago Petén-Itzá. Se muestran los sitios perforados por el ICDP en 2006, remarcando el sitio PI-1, así como las líneas del perfil sísmico. (b) Imagen satelital del Lago Petén-Itzá. Imagen modificada de Mueller et. al., 2010.



Entre ellos se encuentra el Lago Petén Itzá (~16 ° 55 'N, 89 ° 50' W) (fig. x), que representa el cuerpo de agua más grande (aproximadamente 100 km²) y profundo (máximo >160 m) de la región (Hillesheim et al., 2005) (fig. 7.7). La batimetría que se presenta en este lago, es resultado de una falla tectónica que produjo la abrupta pendiente que se observa en la costa norte, así como la suave pendiente en la orilla sur.

La elevación del espejo de agua del lago Petén-Itzá se encuentra a una elevación de 110 msnm, por lo que la cuenca más profunda del lago es una crypto-depresión que desciende hasta ~ 55 m por debajo del nivel actual del mar. Siendo una cuenca cerrada, el lago es alimentado por precipitación directa, escurrimiento y entradas de agua subterránea del subsuelo (Hodell et al., 2008). Así, los cambios de volumen del lago ocurren principalmente en respuesta a cambios en el equilibrio entre la evaporación y la precipitación (Mueller et al., 2010b).

La ubicación geográfica del Lago Petén Itzá, deriva en la fuerte influencia de las dinámicas climáticas de la Península de Yucatán, donde se sitúa la rama descendente de la célula de Hadley (~20° N) (Waliser et al., 1999). En consecuencia, el aire caliente seco está presente la mayor parte del año. Mientras que la temperatura media anual del aire es relativamente constante a ~25°, la precipitación media anual varía desde 900 hasta 2500 mm, con un promedio regional de ~1601 mm (Deevey et al., 1980). Durante el verano boreal, la llegada de la zona de convergencia intertropical (ITCZ) proporciona la humedad y la inestabilidad atmosférica para fomentar fuertes lluvias convectivas. El Jet Bajo del Caribe transporta la humedad desde el Mar Caribe y produce la mayor parte de la precipitación que cae en la península de Yucatán, entre Junio y Octubre (Hodell et al., 2008). Durante el invierno, a pesar de que la humedad del Caribe se desvía hacia el sur, las masas de aire polar traen lluvias esporádicas en la zona (Bradbury, 1997).

El pH del agua del lago es de ~8,0, reflejando la saturación del agua con carbonato de calcio. Durante el período glacial tardío, el volumen del lago se redujo en un 87%, y el agua se saturó de yeso (Hillesheim et al., 2005). La composición isotópica de oxígeno ( $\delta^{18}$ O) del agua del lago promedia en ~2.9‰, que se enriquece con ~7‰ en relación con las precipitaciones regionales y aguas subterráneas (~-4‰) (Hillesheim et al, 2005). Esto refleja la importancia de la evaporación en el agua presupuesto del lago. La estratificación térmica persiste a través de la mayor parte del año, con temperaturas hipolimnéticas ~25.4 °C, cerca de la temperatura media anual del aire.

Figura 7.8 Fotografía del lado sureste del Lago Petén-Itzá



# 8 Metodología

Metrio et al., 2012b, Correa-Metrio et al., in press). Regolet, 2009, Hillesheim et al., 2005, Correa-Metrio and Bush, 2012, Pérez et al., 2011, Correainvestigaciones sobre el Cuaternario basadas en este registro (Pérez, 2010, Correa-Metrio, 2010, mismos (Mueller et al., 2010b), la extracción de muestras de cada núcleo, la preparación de estas Continental (ICDP por sus siglas en inglés) (Hodell et al., 2006), el análisis sedimentológico de los núcleos sedimentarios largos por parte del Programa Internacional de Perforación Científica perforación principal (Anselmetti et al., 2006), así como trabajos para la recuperación de los investigación paleoclimática. Dentro de estos esfuerzos, se han desarrollado estudios previos a la (PISDP, por sus siglas en inglés), dentro del cual se ha desarrollado una cantidad considerable de La presente investigación se enmarca dentro del Proyecto de Perforación Científica Petén-Itzá el análisis de los diferentes indicadores bióticos y abióticos, y también diversas

obtenido de PI-6, así como con registros de otras latitudes sobre la comparación del registro analizado en el presente trabajo con el registro del Holoceno Finalmente, en la cuarta parte se detalla el procesamiento estadístico y se brinda información para PI-1. La tercera parte describe los procedimientos empleados en trabajo. La segunda parte corresponde al proceso de establecimiento de un modelo cronológico criterios empleados para la determinación del segmento sedimentario analizado en el presente Respecto a los métodos, estos serán descritos en cuatro secciones. La primera describe los el análisis polínico.

# 8.1 Secuencia sedimentaria

al., 2006), solo PI-1 y PI-7 contienen un registro que va más allá de 85 ka (fig. 8.1). De estos dos ka). De los 7 núcleos sedimentarios obtenidos del Lago Petén Itzá en 2006 por el ICDP (Hodell et que abarcara temporalmente el final del MIS 7 y el comienzo del MIS 6 (al menos entre 200 y 160 Los objetivos planteados en esta investigación precisaban la selección de un registro sedimentario núcleos, PI-1 presenta mayores posibilidades de control cronológico al tener establecidas, después de 72 ka, dos edades más que PI-7 (fig. 8.1). Así, para la presente investigación se eligió un segmento de la parte basal del núcleo PI-1 que va de los 76 a los 91 metros debajo del fondo del lago (mblf) y que incluye una tefra a una profundidad de 84.3 mblf que revela una edad de 191 ka.

### 8.2 Modelo cronológico

Para determinar la edad de la secuencia sedimentaria elegida (de 91 a 76 mblf en PI-1) se elaboró un modelo cronológico utilizando tres edades definidas más allá de 72 ka para PI-1 (fig. 8.1) (Mueller et al, 2010):

- **84 ± 0.5 ka** en **51 mbfl**. Edad revelada por la identificación de la tefra "Los Chocoyos" (LYC) proveniente de la erupción de la caldera Atitlán en las tierras altas de Guatemala, originalmente datada mediante estratigrafía de isótopos de oxígeno (Kutterolf et al., 2008).
- 158 ± 3 ka en 72 mbfl. Edad inicialmente determinada para el núcleo PI-7 por la identificación de la W-Tefra (WFT), localizada a 74.3 mdfl. Posteriormente fue inferida para el núcleo PI-1 mediante la comparación sedimentaria entre ambos núcleos. Esta tefra fue originalmente datada mediante Ar/Ar (Rose et al., 1999).
- 191 ± 11 ka 84.3 mbfl. Edad revelada por la L-tefra (LFT), qué fue originalmente datada mediante Ar/Ar (Rose et al., 1999)

**Figura 8.1** Secuencia sedimentaria del núcleo PI-1 analizada en el presente trabajo (recuadro azul), en el contexto de los núcleos extraídos de Petén-Itzá en 2006. Cada sitio está documentado (de izquierda a derecha) por edades (ka), imágenes fotográficas, columnas estratigráficas, unidades litológicas (números romanos: MU, Unidad abigarrado; BGU, Unidad grava basal; EEB, Basamento), registros de susceptibilidad magnética (SIx10<sup>-6</sup>) y/o la densidad aparente (g/cm<sup>3</sup>). Las correlaciones núcleo a núcleo se indican por líneas negras. Las correlaciones de las capas de tefra son señaladas con líneas rojas, mientras que las correlaciones asumidas se marcan con líneas punteadas. La escala de profundidad para todos los sitios es metros de profundidad en el compuesto (mcd), excepto para el sitio de PI-7 donde se encuentra metros bajo piso del lago (mdfl). *Imagen tomada de Mueller et al. (2010)* 

Con estos datos se construyó un modelo cronológico asumiendo sedimentación uniforme entre edades contiguas. Primero entre las fechas reveladas por las tefras LCY y WFT y después entre esta última y LFT, y para determinar la edad basal de la secuencia se consideró la misma tasa de sedimentación que la estimada entre WFT y LFT. Así, se obtuvo una serie de tiempo en donde se interpolaron las profundidades correspondientes a la secuencia sedimentaria analizada en el presente estudio.

### 8.3 Análisis polínico

De la sección entre 91 y 76 mcd del núcleo PI-1 fueron extraídas muestras de 0.5 cm<sup>3</sup>, aproximadamente cada 30 cm. Estas muestras fueron preparadas para análisis polínico de acuerdo a protocolos estándar (Faegri and Iversen, 1989). Igualmente, fueron separadas gravimétricamente para concentrar el polen y las esporas (Krukowski, 1988). Al comienzo de la preparación a cada muestra le fue agregada una tableta con ~18,500 esporas de Lycopodium como marcador exótico para calcular la concentración de granos de polen (granos/cm<sup>3</sup>) (Stockmarr, 1972). Mediante observación en microscopía de luz transmitida (aumentos de 400X y 1000X), en cada muestra se identificaron y contaron todos los granos de polen y las esporas hasta alcanzar una suma polínica de 200 granos, o bien de 2000 esporas de Lycopodium (sensu Birks and Birks, 1980), lo que ocurriera primero. Aunque fueron contados, Pinus, Quercus, Moraceae y taxa acuáticos fueron excluidos de la suma de polen para garantizar la consistencia con análisis palinológicos previamente desarrollados sobre sedimentos del mismo lago (Correa-Metrio et al., 2012a). Las muestras fueron preparadas en el Paleoecology Laboratory, Department of Biological Sciences en el Florida Institute of Technology, E.U., y analizadas en el Laboratorio de Paleoambientes del Instituto de Geología de la UNAM.

### 8.4 Análisis estadístico

Los datos polínicos de cada muestra fueron expresados como porcentajes sobre la suma de polen. Con ellos se elaboró un diagrama de polen, entendido como la distribución de porcentajes en profundidad.

Con el propósito de facilitar y robustecer la interpretación de los datos de polen, estos fueron analizados por un método de ordenación *a priori*, es decir, que en el análisis no fueron agregados datos previos sobre las afinidades ecológicas de los taxa (se emplearon únicamente los datos "crudos" del análisis polínico). El método estadístico seleccionado fue el Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA, por sus siglas en inglés)<sup>11</sup>.

Para el análisis estadístico empleado en la presente investigación, se utilizó el lenguaje y ambiente de programación R (R Development Core Team, 2009), específicamente los paquetes *vegan* (Oksanen et al., 2009) y *paleoMAS* (Correa-Metrio et al., 2011b).

En este análisis, la ordenación de las especies y de las muestras se realizó por separado. Cada una de las ordenaciones se representó en un plano de dos ejes ortogonales cuyas unidades de medida se encuentran en desviaciones estándar.

Además de permitir la simplificación de la información multidimensional en pocos ejes, el DCA tiene la ventaja de permitir relacionar la ordenación (a lo largo de los ejes) con gradientes o variables ambientales. Estos últimos son identificados en base al conocimiento del investigador sobre la ecología de las especies. Adicionalmente, este tipo de ordenación se presenta en unidades de desviaciones estándar, posibilitando el cálculo de la distancia ecológica entre muestras y/o especies (LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. *Numerical Ecology*, Oxford, Elsevier Scientific.)

\_

<sup>&</sup>lt;sup>11</sup> El Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA), es un método de la estadística multivariada que ordena a los taxa y/o las muestras en un plano reducido, generalmente de dos ejes ortogonales que describen las principales tendencias de variación. El eje 1 posee la mayor cantidad de varianza explicada (HILL, M. O. & GAUCH, H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42, 41-58.)

# 9 Resultados

### 9.1 Cronología y modelo de edad

Las tres fechas elegidas para el control cronológico de la secuencia sedimentaria (tabla 9.1) obedecen al principio de superposición estratigráfica, es decir existe una relación positiva entre profundidad y edad. Así, fueron consideradas apropiadas para establecer el modelo cronológico para el núcleo PI-1 (fig. 9.1), el cual en adelante se expresará en miles de años antes del presente (ka). Dicho modelo fue estimado asumiendo depositación sedimentaria uniforme entre fechas adyacentes. De esta manera, la tasa de sedimentación calculada entre 51 y 72 mcd (metros por debajo del piso del lago) fue de ~0.3 mm/año, mientras que entre 72 y 84 fue de ~0.4 mm/año.

**Tabla 9.1** Tefras de los núcleos PI-1 y PI-7 cuyas fechas de datación fueron empleadas en la construcción del modelo cronológico de PI-1.

Tefra	Profundidad (mcd)	Edad (cal yr BP)	Núcleo	Método de datación
Tefra los Chocoyos (LCY)	51	84 ± 0.5 ka	PI-1	Estratigrafía de isótopos de oxígeno (Rose et al., 1999)
W-Tefra (WFT)	74.3	158 ± 3 ka	PI-7	Ar / Ar (Rose et al., 1999)
L-Tefra (LFT)	84.3	191 ± 11 ka	PI-1	Ar / Ar (Rose et al., 1999)

La edad del techo de la secuencia analizada fue derivada mediante interpolación entre las tefras LCY y LFT, mientras la edad basal corresponde a una interpolación que asume una tasa de sedimentación constante correspondiente al mismo intervalo. Así, la parte más

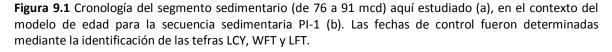
superficial de la secuencia (**76.198 mcd**) se depositó hace ~**169 ka**, mientras que la parte basal (**91.201 mcd**) resultó con una edad aproximada de **209.39 ka** (fig. 9.1). Es posible inferir que, en términos de su temporalidad, el registro abarca la terminación del Estadío Isotópico Marino 7 y la incepción del siguiente glacial (Estadío Isotópico Marino 6). A pesar de que la ausencia de más fechas en un periodo de tiempo tan grande impide que la cronología establecida sea de alta precisión, sí permitirá con un nivel de aproximación aceptable a la ubicación temporal de los eventos de escala milenaria que revele el análisis del registro.

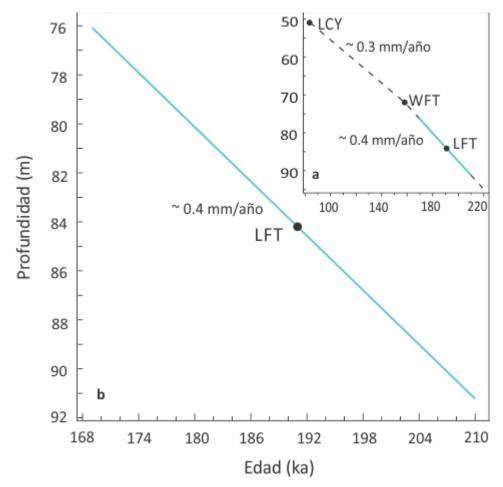
### 9.2 Análisis polínico

En cada una de las 55 muestras a las que se les realizó el análisis polínico, se identificaron y contaron todos los granos de polen y las esporas hasta sumar 200 granos que no pertenecieran a algún taxa cuya presencia superara el 40% de la muestra. Estos últimos fueron excluidos de la suma de polen, pero sí fueron considerados dentro de la cuenta total. Así, para cada muestra fue necesario identificar en promedio (esfuerzo de muestreo) 449 palinomorfos (polen y esporas) por muestra para alcanzar la suma de 200 granos.

En total, en el análisis polínico de las muestras, fueron identificados 133 grupos taxonómicos (Tabla 9.2). De estos, 119 pertenecen al grupo de las plantas espermatofitas, mientras que 14 se agrupan dentro de las Briofitas y Pteridofitas. En el caso de las Espermatofitas, estas fueron identificadas en tres niveles taxonómicos: 28 morfotipos a nivel de familia, 3 a nivel de sub-familia y 82 a nivel de género.

Para 6 morfotipos solo se pudo determinar que corresponden a granos de polen de plantas espermatofitas, sin poder precisar su pertenencia a algún grupo particular (en ninguno de los 3 niveles mencionado); a estos se les denominó "desconocidos," aunque es necesario señalar que su presencia en la mayoría de los casos no supera el 1%.





De estos 119 taxa de plantas espermatofitas, *Pinus*, *Quercus*, Moraceae y Cyperaceae fueron contados, pero excluidos de la suma de polen por representar más del 40% en la mayoría de las muestras. Por otra parte, en el caso de las Briofitas y Pteridofitas, por la dificultad que conlleva su identificación en comparación con la cantidad de información que brindan en términos paleoclimáticos, estas fueron separadas únicamente por morfotipos, considerando la textura de la pared y el tipo de abertura. (fig. x). Solo tres tipos de esporas fueron identificadas a nivel de género (*Cyathea*, *Lycopodium* y *Polypodium*).

En un diagrama de abundancia relativa *versus* profundidad, se expresaron los taxa que presentaron porcentajes mayores a 1% en más de una muestra ( fig. 9.2, ver diagrama con todos los taxa en Anexo 3). El porcentaje de los taxa que fueron excluidos de la suma de polen, también fue calculado sobre la suma de polen y añadido al diagrama. Por otra parte, en el diagrama se incluyó la concentración polínica calculada para cada muestra y expresada en granos por 0.5 cm³ (fig. 9.2).

**Tabla 9.2** Lista de los taxa de plantas Espermatofitas identificados y contados en el análisis polínico. \*Sin. Liguliflorae, \*\* Sin. Tubuliflorae, \*\*\* Sin. Papilionoideae

Espermatofitas					
Familia	Sub-familia		Género		Indeterminadas
Amaranthaceae	Cichorioideae*	Abies	Faramea	Polygonum	Desc. 1
Amaryllidaceae	Asteroidae**	Acacia	Ficus	Pouteria	Desc. 2
Apiaceae	Faboideae***	Alchornea	Genipa	Protium	Desc. 3
Apocynaceae		Alnus	Guettarda	Psychotria	Desc. 4
Araliaceae		Alternanthera	Gustavia	Pterocarpus	Desc. 5
Arecaceae		Ambrosia	Hedyosmum	Quercus	Desc. 6
Bignoniaceae		Begonia	Heisteria	Sabicea	
Bombacaceae		Borreria	Hyeronima	Sagittaria	
Convolvulacea		Brassica	Hymenaea	Sapium	
Cyperaceae		Brosimum	Hyptis	Scheffleria	
Ericaceae		Bursera	Ilex	Schinus	
Euphorbiaceae		Buxus	Inga	Sedum	
Fabaceae		Byrsonima	Iresine	Serjania	
Lamiaceae		Caesalpinia	Juglans	Solanum	
Loranthaceae		Casearia	Justicia	Spondias	
Malpighiaceae		Cassia	Lindernia	Theobroma	
Malvaceae		Casuarina	Liquidambar	Tournefortia	
Melastomataceae		Cecropia	Loxopterigium	Trema	
Meliaceae		Celtis	Ludwigia	Trichilia	
Moraceae		Centropogon	Machaerium	Typha	
Myrtaceae		Connarus	Mandevilla	Ulmus	
Poaceae		Cordia	Maripa	Vismia	
Portulacaceae		Croton	Mimosa	Vitex	
Rubiaceae		Cucurbita	Myrica	Vitis	
Sapindaceae		Dodonaea	Myrsine	Zanthoxylum	
Sapotaceae		Drymaria	Passiflora		

Scrophulariaceae	Erythrina	Paullinia
Solanaceae	Eugenia	Pinus

**Tabla 9.3** Lista de los taxa y morfotipos de Briofitas y Pteridofitas identificados y contados en el análisis polínico

	Briofitas y Pteridofi	itas
Géneros	Monoletes	Triletes
Cyathea	Monolete gemado	Trilete equinado
Lycopodium	Monolete granulado	Trilete granulado
Polypodium	Monolete psilado	Trilete perforado
	Monolete rugulado	Trilete psilado
	Monolete escabrado	Trilete rugulado
		Trilete escabrado

### 9.3 Estratificación del diagrama de polen

Para facilitar la descripción e interpretación del diagrama de polen, este se fue estratificado en dos niveles jerárquicos (fig. 9.2). Dado que a lo largo del diagrama surgen claramente patrones de vegetación, el criterio para esta estratificación tomó en consideración el principio de parsimonía (Sober, 1991) y se basó en la observación e identificación de los patrones más evidentes. A continuación se describen los dos niveles en cuestión.

1. El primer nivel división separa el diagrama en dos grandes segmentos, caracterizados por presentar una composición polínica altamente contrastante entre sí. El primero, nombrado Periodo I, va de los ~91 a los ~86 mcd, y temporalmente abarca de los ~210 a los 197 ka. El segundo, nombrado Periodo G, va de los ~86 a los 76 mcd y abarca de los ~197 a los 168 ka. Contextualizando temporalmente estos periodos de acuerdo con la

cronología construida y en la escala de los grandes eventos climáticos globales (Jouzel et al., 2007, Petit et al., 1999), es posible determinar que el Periodo I abarca la parte final del Penúltimo Interglacial o MIS 7 (~245-186 ka), mientras el Periodo G abarca la parte inicial del Penúltimo Glacial o MIS 6 (~191 ka). La ordenación de las muestras en el DCA (fig. 9.3) confirma este nivel de división al separar a lo largo del Eje 1 de la ordenación las muestras correspondientes a cada uno de estos dos periodos.

2. En el segundo nivel de estratificación se identifican cuatro zonas. Cada una de estas se caracteriza por presentar una composición polínica que la distingue de las zonas contiguas. Están numeradas consecutivamente de lo más antiguo a lo más reciente, se les asigna el prefijo PI-1, indicando el nombre del núcleo sedimentario.

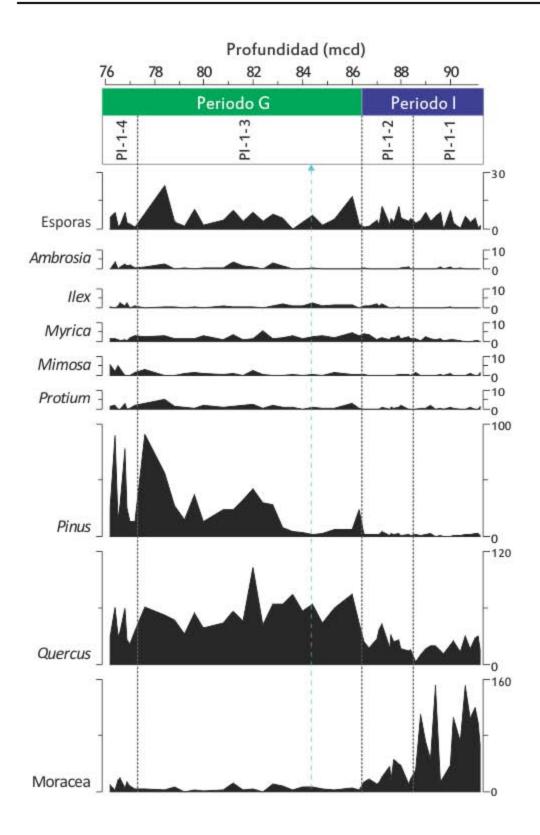
### 9.4 Ordenación multivariada (DCA)

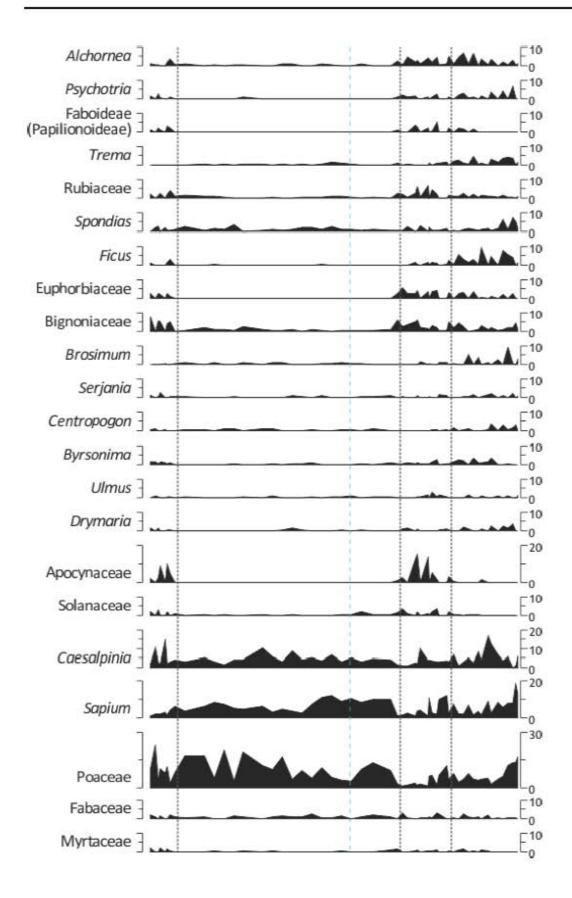
En el DCA, los Eigenvalores obtenidos del primer y segundo eje fueron 0.27 y 0.10 respectivamente, mientras las longitudes de eje respectivas fueron de 2.03 y 1.27 (tabla 9.4). Los puntajes en estos dos ejes en términos de las especies variaron entre -5.96 y 3.50, mientras que en términos de las muestras el rango estuvo entre -1.02 y 1.02 (Anexo x).

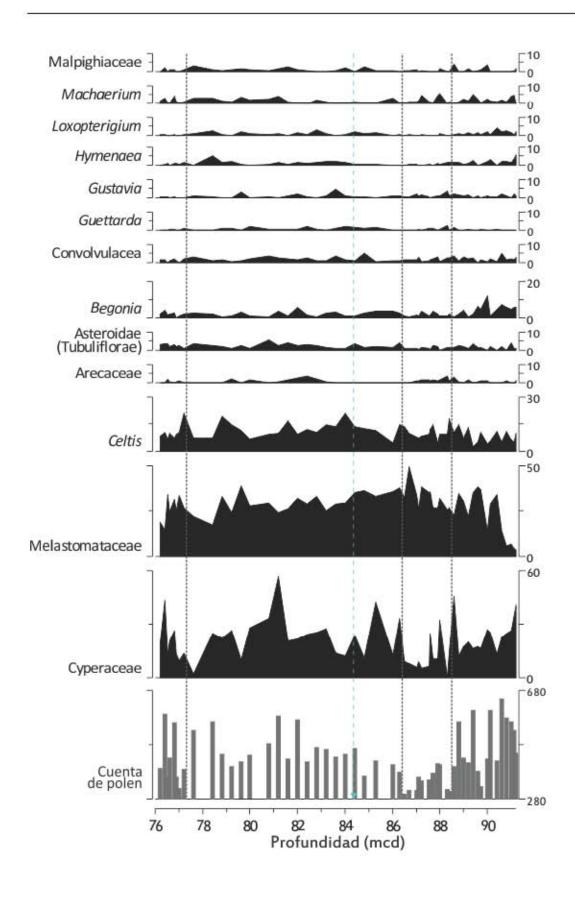
Tabla 9.4 Eigenvalores y longitudes de los cuatro primeros ejes del DCA

	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Eigenvalores	0.2791	0.1002	0.05295	0.0335
Longitud del eje	2.0321	1.2732	0.94814	0.9153

**Figura 9.2** Diagrama de polen de la sección basal de PI-1 (de 76 a 91 mcd). Los porcentajes de polen se muestran en el eje Y, mientras que el tiempo y la profundidad están representados en el eje X.

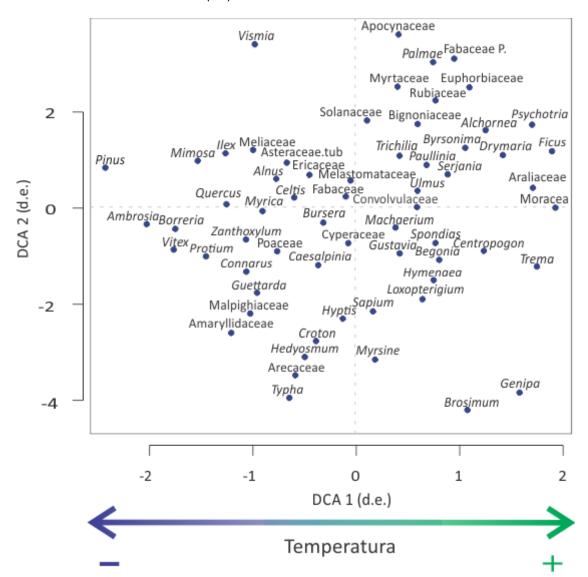






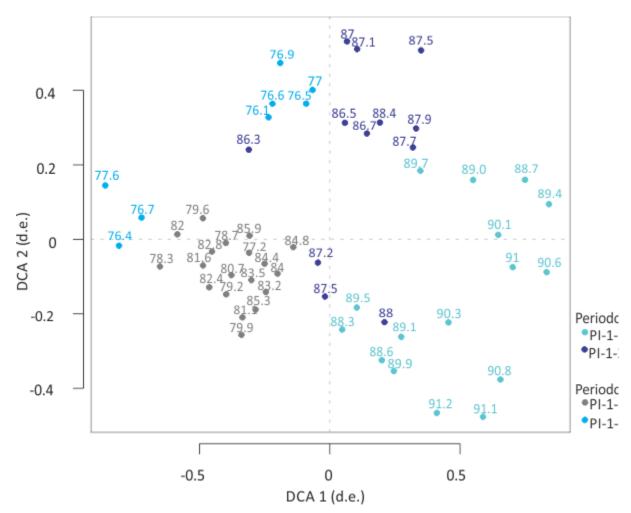
En la ordenación de los taxa (fig. 9.3), en términos del Eje 1, el DCA asigna el puntaje más alto a Moraceae, seguida de taxa como Araliaceae, *Psychotria*, *Alchornea*, *Trema*, etc. Los puntajes más bajos los presentan taxa como *Quercus*, *Protium*, *Borreira*, *Ambrosia*, etc., encabezados por *Pinus*.

**Figura 9.3** Ordenación espacial de los puntajes de los taxa (identificados en el análisis polínico del segmento de 76 a 91 mcd de PI-1) en los dos primeros ejes del DCA. Se representan las especies que fueron seleccionadas por presentar una abundancia de al menos 1% en más de una muestra. Las unidades se encuentran en desviaciones estándar (d.e).



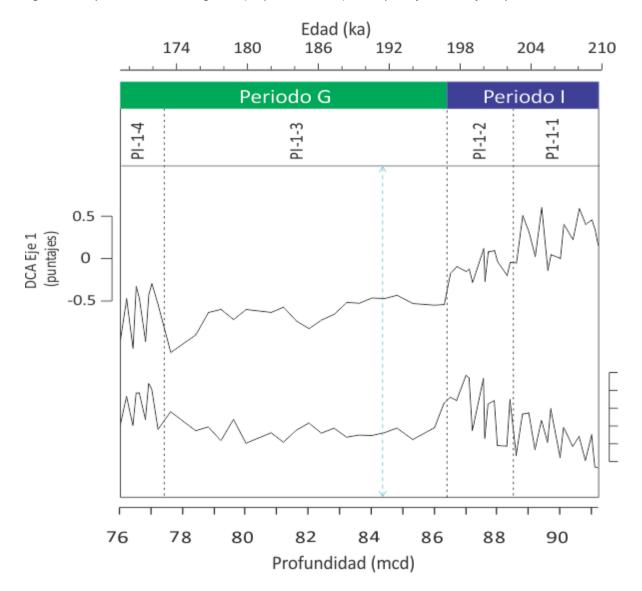
Es notable que la mayoría de los taxa presenta puntajes positivos en el Eje 1 y muy pocos presentan valores negativos, por lo que se presenta una aglomeración en el lado derecho del plano del DCA. En el caso del Eje 2, el puntaje más alto es asignado a la familia Apocynaceae, que es seguida por taxa como Faboideae (Papilionoideae), *Vismia*, Euphoribiaceae, Solanaceae, etc., mientras que hacia los valores negativos, se ordenan taxa como *Myrsine*, *Croton*, *Hyptis*, Amarillidaceae, etc., encabezados por *Typha*, que presenta los puntajes más bajos.

**Figura 9.4** Ordenación espacial de los puntajes de las muestras (de 76 a 91 de PI-1) en los dos primeros ejes del DCA. Los grupos de diferentes colores representan las zonas identificadas en el diagrama de polen. Las unidades se encuentran en desviaciones estándar (d.e).



En el caso de las muestras (fig. 9.4), la ordenación de estas en el DCA, revela que en términos del Eje 1, los puntajes positivos los presentan aquellas que pertenecen al Periodo I, mientras los negativos aquellas que pertenecen al Periodo G.

Figura 9.5 Representación estratigráfica (en profundidades) de los puntajes de los ejes 1 y 2 del DCA.



Los puntajes más altos corresponden al grupo de muestras que conforman la zona PI-1-1 en el diagrama de polen, seguidas de aquellas que conforman la zona PI-I-2. Los puntajes más bajos los presentan las muestras de la zona PI-1-5 (con excepción de algunas muestras de esta zona que tienen puntajes cercanos a cero), seguidas de las muestras que

conforman tanto la zona PI-1-3, como la PI-I-4. Respecto al eje 2, la ordenación de las muestras no es tan clara como en el caso del Eje 1.

Graficados en orden estratigráfico (fig. 9.5), los puntajes de los dos primeros ejes del DCA muestran una tendencia general opuesta. Mientras los puntajes del Eje 1 tienden a disminuir hacia el presente, aquellos asociados al Eje 2 aumentan. En la sección siguiente se presenta una descripción detallada del comportamiento de los puntajes de ambos ejes en cada una de las zonas del diagrama de polen.

### 9.5 Descripción de las zonas de polen

Tomando como base la estratificación del diagrama de polen, este fue descrito en términos de los cambios que presenta en la composición polínica y de puntajes obtenidos en los dos primeros ejes del DCA (tabla 9.5). La nomenclatura y descripción de las zonas se desarrolla desde lo más antiguo hacia lo más reciente, de acuerdo a la convención internacional (Birks, 1986).

**Tabla 9.5** Descripción de las zonas de polen en términos de la composición polínica y los puntajes de los ejes 1 y 2.

Periodo	Zona	Principales características palinológicas		
		Esta zona comienza con una composición palinológica que está		
		preponderantemente compuesta por especies de la familia Moraceae. El		
		más grande de los tres picos que conforman el comienzo de esta zona		
		alcanza el 160%. En conjunción con Moraceae se presentan, en porcentajes		
		importantes, otros taxa con puntajes altos en el Eje 1 del DCA, tales como		
		Begonia, Alchornea, Ficus, Trema, Brosimum, Caesalpinia, etc.		
		Seguidamente, a la mitad de la zona (~90 mcd), ocurre un breve y abrupto		
		descenso de Moraceae que llega hasta 10%, acompañado por un		
		incremento abrupto de Alchornea. Después de este breve pulso, el espectro		
		recupera las condiciones que caracterizaron el comienzo de la zona, es decir,		
Periodo I	PI-1-I	altos porcentajes de Moraceae y otros taxa cercanos a esta familia en al		
		plano del DCA. Estas últimas condiciones persisten hasta el final de la zona.		
		Durante esta zona es notable la casi completa ausencia de <i>Pinus</i> y los bajos		
		porcentajes de Quercus, que a través de toda la zona se mantienen por		
		debajo del 30%		
		Los puntajes del eje 1 en esta zona presentan una tendencia en general		
		decreciente, aunque los valores son preponderantemente positivos. Solo en		
		la mitad de la zona, los puntajes de este eje se vuelven negativos, justo en		
		co-ocurrencia con los porcentajes mínimo de Moraceae.		
		En el caso del eje 2, los puntajes tienden a incrementar hacia el presente		
		con una alta taza de cambio.		

Esta zona comienza con bajos porcentajes de Moraceae, que se van incrementando hasta el alcanzar un máximo de 50% casi en la mitad de la zona, una abundancia sustancialmente inferior que en la zona anterior.

Después de este máximo, Moraceae tiende a decrecer para alcanzar su valor mínimo en la zona, el cual coincide con un aumento importante de *Quercus*. Es notable que desde el comienzo de esta zona, algunos taxa como *Trema* y *Ficus* desaparecen, mientras otros como Solanaceae, Apocynaceae y Rubiaceae incrementan significativamente. También es de resaltar durante este periodo la casi total ausencia de *Pinus*.

Los puntajes del eje 1 en esta zona aún son preponderantemente positivos, aunque menores que en la zona precedente y presentan una importante taza de cambio y una tendencia a decrecer hacia el presente.

Los puntajes del eje 2 tienden a incrementar abruptamente hacia el presente, pasan de valores muy negativos hacia valores muy positivos.

El comienzo de esta zona se caracteriza por la reducción al mínimo o bien por la desaparición total de taxa como Euphorbiaceae, Bignoniaceae, *Psychotria, Alchornea, Trema, Spondias*, entre otros que tambien presentan altos puntajes en el DCA. Particularmente importante resulta la presencia del mínimo absoluto de Moraceae, cuya representación no supera el 3%. De manera contrastante, *Pinus* marca el comienzo de esta zona con un abrupto pero breve incremento que alcanza el 25% para volver a disminuir y dar lugar a un abrupto incremento de otros taxa como Poaceae, Cyperaceae y particularmente *Quercus*. Este último taxa, en contraste con la zona anterior, alcanza porcentajes mayores al 50% que persisten a lo largo de toda la zona.

En la mitad de la zona (~83 mcd), *Pinus* tiene un importante cambio al incrementar hasta porcentajes mayores al 40% que persistieron hasta ~78.5 mcd, justo cuando su presencia alcanza el pico máximo con un porcentaje

PI-1-II

Periodo G

PI-1-III

de 100%. Este incremento de *Pinus* en la parte final de la zona se conjuga con un aumento abrupto en la presencia de Briofitas y Pteridofitas, cuyo porcentaje es cercano al 30%.

El fin de la zona se ve marcado por una disminución abrupta de *Pinus*, que alcanza el 20%.

En esta zona, los puntajes del eje 1 parecen estabilizarse (con una ligera tendencia a decrecer) y mantener valores negativos con cambios moderados. Esta tendencia persiste en la mayor parte de la zona, excepto en la parte final (alrededor de los 78.5 mcd) cuando los puntajes decrecen abruptamente, alcanzando el valor más negativo y marcando el fin de la zona.

Los puntajes del eje 2 se mantienen muy estables, con valores cercanos a cero a lo largo de toda la zona.

Esta zona puede considerarse con variabilidad de alta frecuencia, donde alterna un grupo conformado por taxa de puntajes altos en el DCA con un el grupo de taxa de puntajes bajos. Es notable que la aparición del primer grupo ocurre al mismo tiempo que decrece la presencia del segundo grupo donde se incluyen taxa como *Quercus, Protium* y particularmente *Pinus*Los puntajes del eje 1 en esta zona son altamente variables, aunque se mantienen dentro del rango de los valores negativos. Los cambios que ocurren en el eje 1 son grandes y abruptos.

En términos del eje 2, los puntajes son muy variables, pero se mantienen mayoritariamente dentro del rango de los valores positivos.

PI-1-IV

# 10 Discusión

Este capítulo se encuentra dividido en cuatro secciones. En la primera se abordan algunas consideraciones del modelo cronológico, haciendo énfasis en la comparación de las tasas de sedimentación observadas en los núcleos PI-1 y PI-6. En la segunda parte se presenta la interpretación de los datos palinológicos, en términos de la vegetación y el clima inferidos, así como las dinámicas de los mismos durante el periodo de tiempo estudiado. En la tercera parte, se contextualizan los cambios climáticos observados en la Península, mediante una comparación entre los datos obtenidos del núcleo PI-1 con registros de otras latitudes. Así también, por medio de esta comparación se realiza una aproximación a los factores de forzamiento que influyeron en las dinámicas climáticas de el área de estudio entre 210 y 170 ka. Finalmente, en la cuarta parte se presenta la comparación del penúltimo interglacial (MIS 7) registrado en el núcleo PI-1, con el actual interglacial (Holoceno) registrado en el núcleo PI-6, enfatizando en la importancia de entender los efectos diferenciales de los factores de forzamiento.

## 10.1 El modelo cronológico para PI-1 y las tasas de sedimentación en el Lago Petén-Itzá

El modelo cronológico de PI-1 indica que la secuencia sedimentaria aquí estudiada, abarca una temporalidad entre ~210 y 169 ka. Estas edades fueron derivadas mediante una interpolación/extrapolación lineal que asume una tasa de sedimentación uniforme, la cual resultó de ~0.4 mm/año (secc. 9.1, fig. 9.1 y tabla 9.1). La comparación de este modelo con el obtenido para el núcleo PI-6 ofrece elementos que validan el mismo. Para el núcleo

PI-6, un primer modelo cronológico fue construido usando 21 fechamientos de <sup>14</sup>C realizados mediante espectrometría de masa con aceleradores (AMS, por sus siglas en inglés) en sedimentos de los núcleos PI-6 y PI-3. Para la última sección se proyectaron edades en PI-6 por correlación entre los núcleos, basada en estudios de susceptibilidad magnética de alta resolución (Hodell et al., 2008). Posteriormente este modelo fue refinado agregando 18 nuevos datos de <sup>14</sup>C para PI-6 y profundidades correlacionadas de PI-2 y PI-3 (Correa-Metrio et al., 2012b). Las fechas obtenidas por <sup>14</sup>C AMS tuvieron un alcance de 43 ka. Antes de esta fecha, las edades fueron derivadas por la identificación de 3 tefras: Congo (53±3 ka en 52.48 cm), Guasal1 (c. 55 ka en 53.5 m), y Los Chocoyos (LCY) (84±0.5 ka en 79.99 m). En total, el modelo revela que el registro del núcleo PI-6 abarca los últimos ~85 ka, con tasas de sedimentación de ~1.0 mm/año entre ~45 y 0 ka y de ~0.6 mm/año entre ~85 y 45 ka.

Es de notarse que las tasas de sedimentación calculadas para el núcleo PI-6 resultaron mayores que las de PI-1. Uno de los procesos más comunes que afecta la velocidad de sedimentación en dos sitios diferentes de un mismo lago es el aporte diferencial de material sedimentario dependiendo de factores como tributarios de agua y distancia del sitio considerado a la orilla. Sin embargo, este no es el caso de los núcleos en cuestión, pues estos se encuentran relativamente cerca y a profundidades similares (65 y 71 m para PI-1 y PI-6, respectivamente) (Mueller et al., 2010a). Por ello, la disparidad en las tasas de sedimentación probablemente sea resultado de la compactación del sedimento. El núcleo PI-1 es alrededor de 23 metros más largo que el núcleo PI-6, por lo que los sedimentos del primero han estado sometidos a una mayor presión, por más tiempo. Un elemento que apoya esta explicación es el hecho que, de manera similar al núcleo PI-1, la parte inferior del núcleo PI-6 posee una tasa de sedimentación sustancialmente inferior a la parte superior. Adicionalmente, el hecho de que PI-1 esté posicionado en un sitio ligeramente más cercano al centro del lago (figs. 6.2 y 7.7) podría haber generado una menor descarga de sedimento. Este efecto se debe a que una vez el sedimento entra en el sistema lacustre, el mecanismo de arrastre pierde energía descargando las partículas más gruesas, mientras que el material más fino sigue su viaje hacia el centro del lago (Ahnert, 1998). De cualquier manera, no existe al momento forma de discernir cuál de estas dos posibilidades es la causa de la sedimentación diferencial en ambos núcleos.

Sin embargo, es probable que el núcleo PI-1 contenga un registro continuo ya que la evidencia derivada del núcleo PI-6 abarca un registro completo de 85 ka que incluye eventos significativamente secos (e.g. eventos Heinrich y la deglaciación) (Hodell et al., 2008). Durante estos episodios a pesar de la escasa humedad, el lago mantuvo un espejo de agua, permitiendo una acumulación sedimentaria continua y la preservación del registro palinológico (Correa-Metrio et al., 2012b), el cual es altamente susceptible a la oxidación. Este sería también el caso de la sección aquí estudiada de PI-1 (de 76 a 91 mcd), pues como se discutirá más adelante, muchos de los eventos globales más importantes que sucedieron durante el periodo de tiempo inferido parecen haber tenido un evento correspondiente en la Península de Yucatán. No obstante, para evitar un razonamiento circular, por el momento sólo se considerará que el orden estratigráfico de las fechas con las que se construyó el modelo cronológico para el núcleo PI-1 le brinda solidez al mismo. A pesar de que la ausencia de más fechas en un periodo de tiempo amplio impide que la cronología establecida sea de alta precisión, ésta permitió, con un nivel de aproximación aceptable, la ubicación temporal de los eventos de escala milenaria que reveló el análisis del registro.

# 10.2 Reconstrucción de la vegetación e inferencia del clima en la Península de Yucatán entre 210 y 170 ka: Evidencia palinológica

La siguiente sección se subdivide en dos partes. En la primera, se interpretan y discuten los resultados obtenidos del análisis estadístico de los datos de polen, brindando las bases para la interpretación del diagrama de polen, que es el tema central de la segunda parte.

### 10.2.1 La ordenación en el Análisis de Correspondencia Sin Tendencia

Dado que la ordenación de los taxa se realizó mediante un método *a priori* (*i.e.* en el análisis estadístico no fue agregada ninguna información sobre las afinidades ecológicas de las especies) (Legendre and Legendre, 1998), se asume que esta representa el comportamiento real de los taxa en el periodo de tiempo que abarca el registro, y por tanto se interpreta a la luz del uniformitarismo biológico (Marsh and Kaufman, 2013). Bajo este criterio, es posible apreciar que en el eje 1 del DCA resultó asociado a un gradiente de temperatura ambiental bien definido (fig. 9.3): los taxa que se ordenaron hacia los valores positivos (e.g. Moraceae, Araliaceae, *Drymaria*, *Ficus*, *Psychotria*, *Alchornea*, *Trema*, Euphorbiaceae, etc.), actualmente se distribuyen en las regiones tropicales del país, principalmente en aquellas con climas Am y Aw (Rzedowski, 2006, Rzedowski, 1990). Hacia los valores negativos del mismo eje se ordenan taxa con preferencias marcadas a distribuirse en regiones más frías o templadas (e.g. *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, *Ambrosia*, etc.), regularmente arriba de los 1500 msnm, donde el clima predominante es de tipo Cw

(Rzedowski, 2006). Lo anterior sugiere que la temperatura fue el principal factor ambiental que condujo las dinámicas de la vegetación de la Península dentro de la temporalidad estudiada. Esta interpretación coincide con otros registros polínicos tropicales (Bush and Colinvaux, 1990, Weng et al., 2004a, Paduano et al., 2003), y particularmente por aquellos del Lago Petén-Itzá (Correa-Metrio et al., 2012a, Islebe et al., 1996).

Es necesario señalar que, no obstante la mayoría de los taxa se posicionaron de acuerdo sus preferencias térmicas a lo largo del Eje 1 del DCA, este no fue el caso para algunos (e.g. Bursera e Ilex). Para la interpretación de las condiciones ambientales reflejadas por estos últimos, se dio más peso a su posición en el gradiente revelado por el Eje 1 del DCA, que a la señalada por la distribución actual de dichos taxa. Lo anterior con base en el hecho de que no todas las combinaciones posibles de condiciones de los elementos climáticos ocurren al mismo tiempo, por lo que la distribución moderna de las especies solo expresa una parte de su nicho (Williams and Jackson, 2007) (secc. 5.5). En el pasado, un ambiente con características climáticas que a grandes rasgos podrían definirse como similares mas no idénticas a las actuales, pudo haber permitido que estos taxa estuvieran asociados a un ambiente diferente a los que se encuentran restringidos actualmente (Williams and Jackson, 2007, Overpeck et al., 1985). Un hecho que respalda esta apreciación es que el análisis estadístico de los datos se realizó a priori, por lo que puede considerarse que la ordenación refleja el comportamiento real de los taxa en el sitio (cuenca del Lago Petén-Itzá) y momento (~210 a 169 ka) particulares. Sin embargo, algo aún más relevante es que, si bien algunos taxa pueden proporcionar información valiosa sobre el ambiente de manera individual, la mayor solidez de la interpretación proviene de la consideración de la presencia y abundancia del conjunto de taxa que coexisten en un momento particular, es decir, de la comunidad reflejada en el arreglo de polen (Correa-Metrio et al., 2011a).

El caso particular de la familia Moraceae, cuya posición en el extremo positivo del Eje 1 del DCA sugiere su asociación con temperaturas altas, es congruente con lo observado en otros registros de Petén-Itzá y de Centroamérica (Islebe et al., 1996, Correa-Metrio et al., 2012b, Mueller et al., 2009, Bush and Colinvaux, 1990). En estos registros, Moraceae se vuelve particularmente abundante en los episodios climáticos cálidos y húmedos, siendo un taxa indicador de cambios importantes en el desarrollo de la vegetación, una observación que ha sido confirmada por estudios de polen moderno (Weng et al., 2004b, Urrego et al., 2011, Correa-Metrio et al., 2011a, Rodgers and Horn, 1996). Así, dentro de la interpretación de los resultados arrojados por la investigación aquí presentada, se presta particular atención a la presencia y abundancia de Moraceae para la identificación de cambios ambientales asociados con la transición interglacial-glacial. Sin embargo, la validez de esta interpretación solo se da a la luz de su coexistencia con otros taxa.

En el caso del Eje 2 del DCA (fig. 9.3), este no pareció asociado de forma contundente a un gradiente ambiental determinado. En este sentido, la mayoría de los estudios previos basados en registros de Centroamérica y Petén-Itzá, la segunda variable más importante es la humedad (Correa-Metrio et al., 2012a, Bush and Colinvaux, 1990, Islebe et al., 1996). Al parecer en Centroamérica, durante el Pleistoceno, los eventos cálidos estuvieron estrechamente vinculados a condiciones húmedas (Islebe and Hooghiemstra, 1997, Bush and Colinvaux, 1990, Bush et al., 1992, Correa-Metrio et al., 2012b). Considerando esto, es probable que en el periodo de tiempo que abarca el presente registro, el vínculo entre temperatura y humedad sea tan fuerte, que no es posible el cumplimiento del supuesto de independencia de los ejes ortogonales (Gauch, 1982), y por tanto las variables no puedan ser interpretadas separadamente. Por ello, en el presente estudio no se hizo énfasis en una interpretación directa del Eje 2 del DCA.

En la ordenación de las muestras en el plano definido por los dos primeros ejes del DCA (fig. 9.4), las unidades de los dos ejes se encuentran en desviaciones estándar (d.e) (Gauch, 1982). Por ello, tomando como criterio el supuesto teórico de que 1 d.e.

corresponde a un recambio del 50% de las especies (Gauch, 1982, Urrego et al., 2009), es posible calcular la distancia ecológica entre dos muestras. Así, dado que el Eje 1 resultó con una longitud de 2.0321 d.e (tabla 9.4), se asume que las muestras situadas en ambos extremos del eje tienen muy pocas (o ninguna) especies compartidas, por lo que puede considerarse que representan condiciones contrastantes, reflejando una alta diversidad  $\beta^{12}$  a través del tiempo. Esto será retomado más adelante para denotar el grado de similitud entre las comunidades dentro de una misma zona y entre las diferentes zonas.

### 10.2.2 La vegetación y el clima

Los resultados estadísticos confirman que el clima, y específicamente la temperatura dentro de la escala de tiempo estudiada, desempeñó un rol determinante en las dinámicas de la vegetación de la Península. Así, la secuencia palinológica derivada de esta investigación es entendida como una serie de cambios ambientales que afectaron la vegetación regional desde ~210 hasta ~170 ka. Estos cambios se derivaron a su vez de cambios climáticos globales que dejaron su impronta en la Península de Yucatán.

La pauta para la interpretación del diagrama de polen (fig. 9.2), proviene de la observación e identificación de los patrones más amplios. Con base en el alto contraste existente entre las abundancias de Moraceae y *Pinus*, fue posible identificar un primer nivel de estratificación que divide el diagrama en dos grandes Periodos. El primero, nombrado Periodo I, va de los ~91 a los ~86 mcd (entre ~210 y 197 ka), mientras el segundo, nombrado Periodo G, va de los ~86 a los 76 mcd (entre ~197 y 168 ka), y estuvieron caracterizados por altos porcentajes de Moraceae y *Pinus*, respectivamente. Enmarcando esta división en el contexto temporal de los grandes eventos climáticos globales (Jouzel et al., 2007, Petit et al., 1999), es posible observar que el periodo más antiguo abarca la parte final del Penúltimo Interglacial o MIS 7, que inició ~243 ka, mientras el más reciente

97

 $<sup>^{12}</sup>$  La diversidad  $\beta$  es el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un mismo paisaje.

abarca la parte inicial del Penúltimo Glacial o MIS 6 (~191 ka). La ordenación de las muestras en el DCA (fig. 9.3) apoya esta división, pues las muestras pertenecientes al Periodo I presentaron altos puntajes en el Eje 1, mientras las que corresponden al Periodo G obtuvieron los puntajes más bajos en el mismo eje. La distancia que separa las dos muestras más alejadas de ambos periodos es de poco más de 2 d.e., indicando un recambio total de especies, lo que estaría indicando condiciones ambientales contrastantes. La evidencia más fuerte de este antagonismo proviene de la presencia y abundancia del conjunto de taxa que compone cada uno de estos Periodos, como se describe a continuación.

El **Periodo I** (entre ~210 y 197 ka) se caracterizó por la presencia de taxa asociados a ambientes tropicales y con altos puntajes en el Eje 1 del DCA (fig. 9.3). Particularmente importante resultó la familia Moraceae, cuya presencia es constante a través de todo el periodo, alcanzando porcentajes de hasta 160%. Algunos de los taxa que caracterizaron este periodo, estuvieron ausentes del Periodo G. Entre ellos se encuentran *Trema, Ficus, Alchornea*, Euphorbiaceae, *Brosimum*, Bignoniaceae, *Spondias* y Moraceae, los cuales actualmente caracterizan la vegetación de zonas trópicales y, particularmente en México, de las selvas del sureste y la Península de Yucatán (Rzedowski, 2006, Arellano et al., 2003). Considerando lo anterior, es posible definir a grandes rasgos la vegetación de este periodo como un bosque tropical, donde el clima predominante fue cálido y húmedo.

De manera opuesta, el **Periodo G** (entre ~197 y 168 ka) se caracterizó por la dominancia de taxa asociados a temperaturas templadas y/o frías, con bajos puntajes en el eje 1 del DCA (fig. 9.3). Se destacaron entre ellos *Pinus* y *Quercus*, ambos con porcentajes por encima del 100% sobre la suma de polen, y otros como *Alnus* y *Ambrosia*. Estos taxa que dominaron el espectro de polen en este Periodo estuvieron ausentes o permanecieron en porcentajes mínimos durante el Periodo I. Muchos de estos grupos, y en especial *Pinus* y *Quercus*, actualmente se distribuyen en bosques templados y fríos de varias regiones del mundo. En Centroamérica y México, se encuentran regularmente arriba de los 1500 msnm

(Rzedowski, 2006, Nixon, 2006), en ambientes de baja temperatura. Su expresión en el espectro palinológico caracteriza ambientes entre templados y fríos con condiciones de humedad secas caracterizadas por *Pinus* y relativamente húmedas por *Quercus* (Correa-Metrio et al., 2011a). Así, en términos generales, el espectro de polen que caracterizó este periodo estuvo dominado por bosques de altura asociados con climas entre templados y fríos.

A partir de estas grandes tendencias en los dos periodos, se estableció un segundo nivel de estratificación para reconstruir, de manera más detallada, las etapas de desarrollo de la vegetación y el clima. Esta estratificación fina estuvo compuesta por dos etapas dentro del Periodo I (zonas de polen PI-1-I y PI-1-II) y dos dentro del Periodo G (zonas de polen PI-1-III y PI-1-IV) que son descritas a continuación (fig. 9.2).

En la parte basal de la Zona PI-1-I (entre 91 y 90 mcd.), la composición polínica sugiere una vegetación tropical con un estrato arbóreo dominante conformado principalmente por especies de la familia Moraceae, Fabaceae, Caesalpiniaceae y Euphorbiaceae (asumiendo que el árbol es el fenotipo preponderante en esta familia, de acuerdo a Fernández et al., 2012, Carvajal, 2003, González-Castañeda e Ibarra-Manríquez, 2012). Esta gran abundancia de taxa arbóreos, sugiere que las condiciones ambientales que predominaron al comienzo de la zona PI-1-I fueron cálidas y húmedas, persistiendo hasta la mitad de la zona, cuando a 89.5 mcd ocurrió un cambio abrupto de corta duración. Este cambio se caracterizó por una reducción sustancial del estrato arbóreo (particularmente de especies de la familia Moraceae), que fue sustituido por taxa con fenotipos predominantemente arbustivos y/o herbáceos como Begonia, Alchornea y Caesalpinia. Así, considerando la dirección de esta reorganización en la vegetación, se infiere que el cambio probablemente se derivó de una reducción en la disponibilidad de humedad. Después de este breve periodo de relativa sequía, las condiciones climáticas volvieron a ser cálidas y húmedas, como lo sugiere un nuevo incremento de Moraceae que supera el 150%. De acuerdo a los puntajes del Eje 1 del DCA, las condiciones ambientales en esta parte final de la zona PI-1-I fueron similares a aquellas que se presentaron al comienzo de la misma. El límite superior de este periodo estuvo definido por nuevo decremento de Moraceae y otros taxa tropicales, que marca el fin de este periodo predominantemente cálido y húmedo.

La ordenación de las muestras correspondientes a la **zona PI-1-I** (fig. 9.4) muestra una alta dispersión en el plano definido por los primeros ejes del DCA, sugiriendo una alta variabilidad climática que derivó en constantes reorganizaciones de los ensambles de vegetación. Los puntajes del eje 1 del DCA (figs. 9.4 y 9.5) sugieren que los cambios más abruptos ocurrieron en la parte central y final de la zona (marcados por el decrecimiento abrupto de Moraceae), donde, de acuerdo a las distancias euclidianas (desviaciones estándar), el recambio de especies fue de hasta 50%.

En la parte más antigua de la **zona PI-1-II** (88.2 mcd), un nuevo incremento de Moraceae, Euphorbiaceae, *Alchornea*, *Ficus*, etc. sugiere una regresión de las condiciones climáticas hacia condiciones cálidas y húmedas. Sin embargo, este incremento alcanza valores máximos de tan solo 50%. Este comportamiento en el ensamble polínico indica que la disponibilidad de humedad probablemente fue menor que en la zona que le antecede. De hecho, aumentos en Arecaceae, Bignoniaceae, y porcentajes relativamente altos de *Quercus*, sugieren condiciones cálidas y secas con alta estacionalidad en la distribución de la precipitación a través del año. El comportamiento inverso entre *Quercus* y Moraceae, probablemente indica cambios en la dominancia en el estrato arbóreo por especies que producen menos polen, permitiendo una representación sustancial de *Quercus* (Correa-Metrio et al., 2011a). Esta zona marca una tendencia de cambio asociada con la terminación del interglacial, con una alta dispersión de las muestras en la ordenación multivariada (fig. 9.4) indicando inestabilidad ecológica, y por ende condiciones ambientales altamente variables. En el plano del DCA, la cercanía de las muestras de la zona PI-1-II con las del Periodo G probablemente esté asociada con una disponibilidad

relativamente baja de humedad, aunada a una tendencia hacia condiciones frías que habría marcado la terminación del periodo cálido y la incepción del glacial.

La zona PI-1-III abarca propiamente la incepción del glacial (MIS 6). A través de esta zona, la baja diversidad  $\alpha^{13}$  y la ausencia o abundancia mínima de taxa tropicales, junto con alta abundancia de taxa frío-templados, revelan la prevalencia de condiciones frías y de menor humedad. La ordenación de las muestras pertenecientes a esta zona en el plano del DCA, muestra una vegetación con una composición y estructura relativamente estable (Fig \$\$). Sin embargo, al observar los puntajes del Eje 1 en términos estratigráficos, se puede observar una tendencia hacia condiciones más frías (fig. 9.5). Por su parte, las dinámicas de los taxa frío-templados dentro de la zona, indican el desarrollo de la vegetación en varias etapas, probablemente asociadas con variabilidad en la disponibilidad de humedad. En la etapa más temprana de la zona (86.3 mcd), un incremento de Pinus (que alcanza el 25%) y bajos porcentajes de Quercus, sugieren que el Glacial comenzó con un pulso de seguía de corta duración. Casi inmediatamente (en 87.8 mcd), la presencia de Pinus decrece nuevamente, y simultáneamente se presenta un incremento en Quercus y Sapium (60 y 15%, respectivamente), sugiriendo un cambio hacia una mayor disponibilidad de humedad. Estas condiciones persistieron hasta 83 mcd, cuando nuevamente Pinus incrementó (15%), a la par de un ligero decrecimiento de Quercus y Sapium, indicando el retorno de un régimen de sequía que persistió hasta 87.7 mcd. En la etapa final de la zona PI-1-III, ocurrió un incremento abrupto en Pinus (~100%), que podría asociarse con una intensificación de la sequía. Sin embargo, la persistencia de Quercus y Sapium, acompañado del un inusitado aumento de las Briofitas y Pteridofitas, sugiere que dicho cambio no estuvo asociado al régimen de humedad, sino mas bien con una intensificación de las temperaturas bajas. Es probable que, como ha sido reportado para otras regiones (e.g. Hanselman et al., 2011), la temperatura rebasara un umbral a partir del cual se hizo posible la dominancia de *Pinus* a partir de cambios en la temperatura.

\_

 $<sup>^{13}</sup>$  La diversidad  $\alpha$  es riqueza de especies que hay en una unidad paisajística o en un hábitat determinado.

Finalmente, se infiere que la variabilidad en la vegetación que se presentó en la **zona PI-1-IV**, estuvo asociada a un periodo de inestabilidad climática, en donde alternaron episodios relativamente húmedos y extremadamente secos. En este sentido, la ordenación del DCA sugiere los cambios ecológicos en las comunidades que caracterizaron esta zona implicaron un recambios sucesivos de poco más del 25% de las especies (figs. 9.2, 9.4 y 9.5).

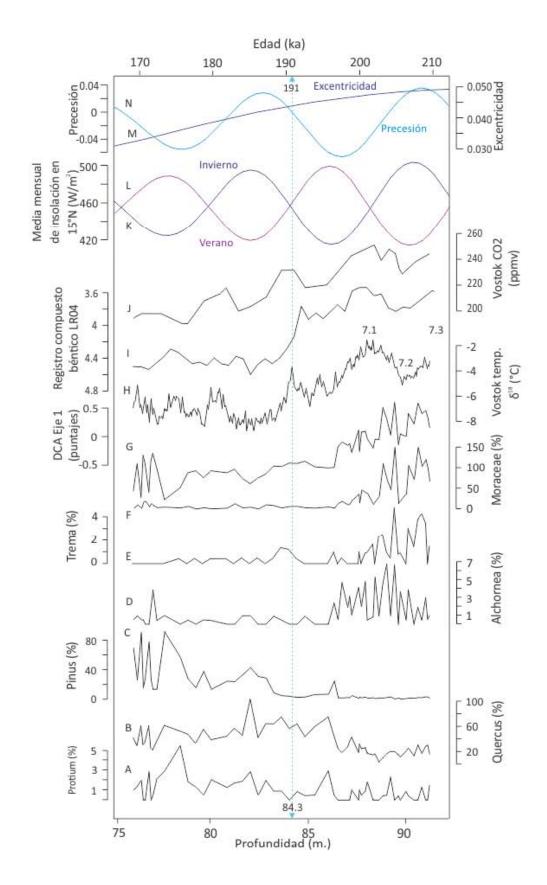
# 10.3 La variabilidad ambiental de la Península entre 210 y 170 ka en el contexto del cambio global: posibles factores de forzamiento

Como se mencionó en secciones anteriores, los registros que permiten el estudio del clima y la vegetación más allá de 85 ka, en Centroamérica y en general en regiones tropicales, son escasos. Por esta razón, la comprensión del origen y las dinámicas del clima durante el penúltimo ciclo glacial-interglacial (MIS 7 y MIS 6) es aún muy limitada. En esta investigación, la comparación de la variabilidad climática registrada en la Península entre 210 y 170 ka con registros de la misma temporalidad pero de diferentes ambientes y latitudes, permitió contextualizar los cambios observados en dicha zona tropical, en términos de los cambios climáticos globales (fig. 10.1). Mediante esta contextualización se intentó inferir las causas y mecanismos que dieron lugar a la variabilidad climática reflejada en el registro polínico de la Península de Yucatán.

### 10.3.1 Variabilidad climática a escala orbital

La transición entre los periodos I y G identificados en la Península coincide, a grandes rasgos, con la transición entre el Penúltimo Interglacial (MIS 7) y el Penúltimo Glacial (MIS 6) en la Antártica (Petit et al., 1999, Jouzel et al., 1993) (fig. 10.1). Mientras en esta zona polar dicha transición se registró alrededor de 195 ka y se caracterizó por un cambio drástico en la tendencia de la temperatura, en la Península se observó de manera casi simultánea el cambio del Periodo I al Periodo G, caracterizado por un recambio de casi el 100% en la composición de la vegetación (fig. 10.1). Al parecer, la temperatura fue el parámetro determinante de estos dos grandes tipos de vegetación (y riqueza específica) y parece indicar el tiempo de cambio entre un Glacial y un Interglacial. Esto permite inferir que el clima de la zona tropical a escala orbital se encuentra asociado a los mismos factores de forzamiento que conducen los cambios en las altas latitudes, principalmente a la variación en la cantidad de radiación solar que llega al planeta (Leyden et al., 1994a). Sin embargo, dentro de estos dos periodos contrastantes también se presentó alta variabilidad ambiental (denominada sub-orbital), que parece estar asociada fuertemente a cambios en la disponibilidad de humedad, la cual se analiza a continuación.

**Figura 10.1** El establecimiento de la cronología de PI-1 permitió el anclaje del segmento aquí estudiado, en una línea de tiempo para su comparación con registros de otras latitudes. \*Registros de la Península: (A-F) Abundancia de las especies que de acuerdo al DCA, sugieren condiciones ambientales antagónicas. (G) Puntajes del eje 1 del DCA. \*Registros de otras latitudes: (H) Registro de deuterio (δD) de la estación Vostok, en la Antártica (Petit et al., 1999, Jouzel et al., 1993), como indicador de la temperatura. (I) Registro compuesto béntico LR04 (Lisiecki and Raymo, 2005), como indicador del volumen global de hielo y la temperatura del océano profundo. Elaborado la media de 57 registros bentónicos de d<sup>18</sup>O distribuidos globalmente. (J) Registro de  $CO_2$  atmosférico en Vostok (Petit et al., 1999, Jouzel et al., 1993). (K-L) Media mensual de insolación en 15°N en Enero (Invierno) y Junio (Verano). (M-N) Índices de precesión y excentricidad (Berger and Loutre, 1991). Calculados con software de análisis de series.



### 10.3.2 Variabilidad Climática a escala sub-orbital

### 10.3.2.1 El Interglacial

De acuerdo a los resultados presentados aquí, el Interglacial en la Península estuvo caracterizado por dos picos de condiciones sustancialmente cálidas y húmedas. Estos picos mostraron coincidencia temporal con la tendencia de la temperatura hacia los picos cálidos 7c y 7a en el registro de hielo de la Antártica (Petit et al., 1999, Jouzel et al., 1993) (fig. x). Entre estos dos picos, en 207 ka, se identificó una intermisión seca coincidente con el pico frío 7b (fig. 10.1). Estas coincidencias reiteran la estrecha asociación que se ha reportado, a diversas escalas temporales, entre las condiciones ambientales de la Península de Yucatán y las dinámicas climáticas de las latitudes altas (Hodell et al., 2008, Correa-Metrio et al., 2012a). Sin embargo, se observa que, al igual que en otros registros (e.g. Correa-Metrio et al., 2012b, Correa-Metrio et al., 2012a, González and Dupont, 2009, Hanselman et al., 2011, Peterson et al., 2000), no parece existir una relación lineal ni estacionaria entre la magnitud y frecuencia de los cambios en altas latitudes y aquellos que se presentaron en zonas tropicales. En este sentido, los cambios observados en el trópico a escala suborbital se han vinculado a las dinámicas de altas latitudes mediante un control climático global atribuido al volumen de las masas de hielo polares, las cuales afectan directamente las corrientes de circulación oceánica y atmosférica (Paillard, 2001, Hanselman et al., 2011). Sin embargo, los vínculos teleconectivos polo-ecuador aún siguen siendo solo especulativos, y es improbable que en el contexto particular de un interglacial este haya sido el mecanismo vinculante. Así también, se ha señalado que el tiempo observado de respuesta de las zonas tropicales frente a cambios en latitudes altas es menor que el que teóricamente se estima sería necesario en caso de que los cambios tuviesen un origen de latitud alta (Paillard, 2001). Así, en el momento no existe una explicación concreta y sólida del mecanismo por el cual las dinámicas polares pudieron afectar el clima tropical a escala sub-orbital.

De esta manera, al momento de buscar mecanismos y forzamientos vinculantes interlatitudianales, es necesario considerar fenómenos y procesos que pueden operar diferencialmente dependiendo del estado particular del sistema (Lenton et al., 2008). Varios autores han sugerido que los cambios observados en la región tropical (principalmente en términos de la precipitación), pudieron estar conducidos de forma mucho más importante por las variaciones en la insolación precesional en bajas latitudes, que por las dinámicas climáticas de altas latitudes (Clement et al., 2004, Hooghiemstra et al., 1993, Berger, 1978, Paillard, 2001, Bush et al., 2009, Hodell et al., 2000, Correa-Metrio and Bush, 2012). Así, durante el MIS 7, es posible que una estacionalidad atenuada, derivada de valores intermedios de insolación de verano e invierno moderados (es decir que no corresponden a las crestas de la curva) en la Península de Yucatán (~15°N) (fig. 10.1), produjeran un patrón de estacionalidad que permitiera una mejor distribución de la precipitación a través del año (y no solo en una particular estación), generando la dominancia observada de bosque tropical en los eventos cálidos 7c y 7a. Por su parte, la intermisión seca pudo haber sido el resultado de una severa estacionalidad producida por la combinación entre máxima precesión y máxima excentricidad, que se suma a las de por sí altas temperaturas del Interglacial (fig. 10.1). Esta estacionalidad, caracterizada por una insolación mínima en verano y máxima en invierno (fig. 10.1) en 15°N, además de reducir la distribución de la precipitación a una corta temporada, probablemente también provocó la migración de la ZCIT hacia el sur, intensificando la sequía y produciendo el patrón de vegetación abierta que se aprecia en el registro. La disminución de CO2 atmosférico registrado en la Antártica durante este episodio (fig. 10.1), pudo haber amplificado las condiciones de sequía al reducir la eficiencia de la vegetación para el uso del agua, por lo que se redujeron aún más las poblaciones arbóreas (Bond et al., 2003, Cowling and Sykes, 1999).

En una escala temporal aún menor, la variabilidad climática de la Península registrada dentro de los eventos 7c y 7a no puede asociarse a los cambios en la insolación precesional, pues la temporalidad en que estos últimos ocurren es mucho mayor, y

además los cambios en esta escala no parecen coincidir con cambios en otras latitudes. Dado que a esta escala los cambios no pueden derivar directamente de forzamientos exogénicos, es probable que la interacción de los elementos endogénicos, particularmente en el trópico, fuera mucho más importante. Tomando como criterio el Uniformitarismo, en la época actual, que se trata de un Interglacial, la mayor parte del clima de la Península es resultado de dinámicas oceánicas tropicales (e.g. Mestas-Nuñez et al., 2007, Magaña et al., 1999, Wang et al., 2006, Wang and Lee, 2007). Dado que dichos procesos climáticos tropicales son altamente dinámicos y están fuertemente acoplados, es probable que en el pasado, la compleja interacción tierra-océano, que depende en gran medida del estado particular de los componentes del sistema climático en un momento determinado (Lenton et al., 2008), el clima de la Península continental se modificara y se presentara muy variable. Sin embargo, es necesario un estudio de mayor resolución para abordar las dinámicas ambientales a esta escala temporal.

Ahora bien, la zona PI-2 es interpretada como una etapa de transición, entre el MIS 7 y el MIS 6, donde el clima es bastante inestable, aunque en términos generales presenta condiciones significativamente menos húmedas que la zona anterior. Esta zona coincide con máxima insolación de verano y mínima de invierno en 15°N, ambas transitando hacia los valores del Glacial (fig. 10.1). Con lo anterior es posible inferir que en esta etapa ocurriera una dinámica similar a la que se propuso para el evento 7b en la Península.

### 10.3.2.2 El Glacial

Las condiciones frías que caracterizan el periodo glacial y que propiciaron cambios sustanciales en la composición de la vegetación, fueron el resultado del descenso en el presupuesto energético global. Esta condición propició la pérdida de energía en los sistemas climáticos tropicales, con variaciones en el régimen de humedad probablemente resultantes de la conjunción de dinámicas de altas latitudes con las dinámicas del trópico (Hodell et al., 2008, Correa-Metrio et al., 2012a, Correa-Metrio et al., 2012c). El comienzo húmedo del Glacial (caracterizado por ausencia de *Pinus* y abundancia de *Quercus*)

coincidió con valores moderados de estacionalidad, permitiendo la distribución homogénea de la precipitación a través del año (fig. 10.1). En cambio, el comienzo de las condiciones secas del glacial (cuando aumentó abruptamente *Pinus*), coincidió con insolación de verano mínima y un máximo volumen de hielo en la Antártica. Es posible que en este episodio de incremento de la sequía, dada la baja insolación y máxima extensión de hielo, la ZCIT se encontrara al sur, causando condiciones de aridez similares aquellas que dominaron los eventos Heinrich en la zona (Correa-Metrio et al., 2012b). En la parte más reciente de la zona PI-I-3, es notable un pico de *Pinus* y pteridofitas. Este incremento de dichos taxa, coincide con la mínima insolación de todo el registro, por lo que es probable que se conjuntaran muy bajas temperaturas (las más bajas de todo el registro) con una escasa disponibilidad de humedad. Estas condiciones pudieron propiciaron la aparición de este peculiar tipo de vegetación.

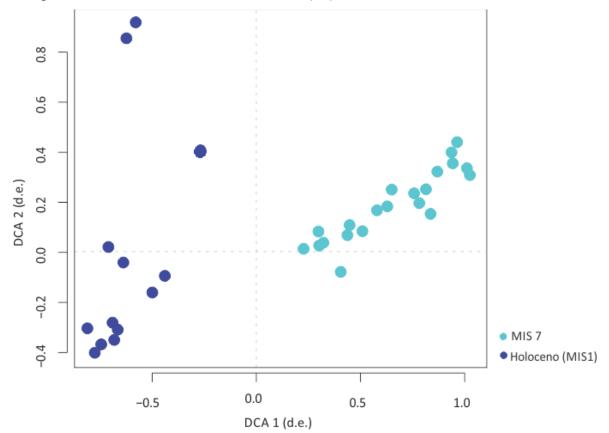
La zona PI-1-IV, también perteneciente al periodo Glacial, es interpretada como un periodo de gran variabilidad climática, donde se presentan cambios de magnitud considerable y alta frecuencia. Este periodo de inestabilidad coincide con valores moderados de insolación, así como con muy altos niveles en el volumen de hielo y bajas concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosférico (fig. 10.1). Es probable que en el tiempo que abarca la zona PI-1-IV, las dinámicas de altas latitudes estuviesen compitiendo fuertemente con las de bajas latitudes, por su dominancia en la Península de Yucatán, en formas que no es posible precisar aquí. A esta competencia entre los sistemas polares y tropicales, se suma el acoplamiento tierra-océano, que al estar fuertemente ligado a las características particulares de los componentes del sistema climático, en un tiempo y espacio determinado, pudo modificar la respuesta que se presenta en el continente. La conjunción de estos factores, pudo haber derivado en la inestabilidad climática y los grandes cambios que se observan en la Península durante esta temporalidad. Sin embargo, es necesario abordar el análisis de esta zona polínica con una mayor resolución temporal de manera que se pueda comprobar si durante este periodo operaron mecanismos similares a

aquellos que propagaron los eventos Dansgaard-Oeschger a sistemas tropicales durante el último glacial (Correa-Metrio et al., 2012a, EPICA Community Members, 2006).

# 10.4 La importancia diferencial de los factores de forzamiento climático de dos interglaciales (MIS 7 y MIS 1) en la Península de Yucatán

En las interpretaciones del registro aquí estudiado, que se realizaron a la luz de la comparación con registros de otras latitudes, es posible apreciar que el cambio del Periodo I al Periodo G, en la Península de Yucatán estuvo asociado a los mismos factores que condujeron el cambio del Interglacial al Glacial en latitudes altas. Es decir, estuvo asociado al cambio en el presupuesto energético global, derivado de la conjugación de cambios en los parámetros orbitales. Sin embargo, dentro de cada uno de estos periodos (I y G), se presentó una importante variabilidad ambiental que no parece estar vinculada a dinámicas de latitudes altas. Más bien, estos cambios parecen estar influenciados fuertemente por la insolación precesional en 15°N. Esto último es particularmente notable en el Interglacial, en donde valores de insolación moderados permitieron una mejor distribución de la precipitación a lo largo del año y por tanto la persistencia del bosque tropical, en contraste con la alta estacionalidad, que redujo la precipitación a una sola estación (la cantidad es variable, dependiendo si los valores de insolación de verano son máximos o mínimos). Sin embargo, a pesar de esta asociación del clima peninsular con la cantidad de insolación de verano en latitudes bajas, la respuesta del sistema climático no parece haber sido lineal, pues aunque la tendencia se presentó en la misma dirección, los cambios no estuvieron directamente vinculados en tiempo y magnitud. Esto conduce a inferir que la respuesta del sistema climático de esta región, considera el estado particular (en el tiempo y el espacio) de otros elementos (e.g. la vegetación, la composición atmosférica, el acoplamiento tierra-océano, etc.). En otras palabras, el sistema climático de la Península no parece haber presentado cambios linealmente asociados al sentido de la insolación precesional. Alternativamente, esta última podría considerarse un detonador de cambio, cuya dirección está dada por la interacción del resto de los componentes en un momento y sitio particular.

Figura 10.2 Ordenación de las muestras del Holoceno (MIS 1) y Penúltimo Interglacial (MIS 7), en el registro del lago Petén-Itzá. Unidades en desviaciones estándar(d.e)



Para ejemplificar lo anterior, se compara la vegetación del penúltimo interglacial o MIS 7 (aquí estudiado) con la vegetación del actual interglacial o MIS 1 u Holoceno en la

Península (basado en el núcleo PI-6 del lago Petén-Itzá, Correa-Metrio et al., 2012a) (fig, 10.2). Esta comparación revela como dos periodos Interglaciales, cuyo origen podría considerarse de naturaleza uniforme, presentan diferencias entre ellos, así como una importante variación dentro de sí mismos.

Esta diferencia entre los dos interglaciales indica que, probablemente, los cambios en la cantidad de insolación tengan un rol únicamente como detonadores del cambio. La dirección de este cambio, dependerá en gran medida, del estado de los componentes del sistema climático en cada latitud, es decir, considerando el un tiempo y espacio determinado. Valdría la pena explorar esta condición más detalladamente, en registros largos que abarcasen múltiples ciclos glacial-interglacial. Probablemente lo mismo ocurra para otras latitudes y temporalidades, por lo que a veces la respuesta que se observa en los registros no es completamente congruente con la magnitud de cambio en el factor de forzamiento (Bush et al., 2010). Sin embargo, hasta no realizar un estudio de mayor resolución, esta interpretación permanece en el terreno hipotético.

### 11 Conclusiones

- El modelo cronológico reveló que el segmento aquí estudiado abarca de ~210 a 170 ka. Aunque esta cronología no es de alta precisión, permitió la ubicación temporal de los eventos de escala milenaria registrados en la Península de Yucatán durante dicho periodo de tiempo.
- 2. El registro polínico del núcleo PI-1 revela dos periodos contrastantes (I y G), caracterizados por tipos de vegetación particulares (bosque tropical y bosque templado, respectivamente). El cambio de un Periodo a otro, coincidió con el cambio del Interglacial (MIS 7) al Glacial (MIS 6) identificado en los núcleos de hielo de la Antártica. Al parecer, la temperatura fue la variable que marcó este cambio en la Península, de manera que se presentó una expresión regional de los cambios en el presupuesto energético global.
- 3. Dentro de cada uno de los dos Periodos identificados se presentó una importante variabilidad ambiental. En el periodo I, el desarrollo de la vegetación ocurrió en la siguiente secuencia (de lo más antiguo a lo más reciente): bosque tropical, vegetación abierta, bosque tropical У vegetación de transición preponderantemente abierta. Durante el Periodo G, se presentó la siguiente sucesión temporal: bosque de Quercus, bosque de Pinus-Quercus, y finalmente inestabilidad en la vegetación (entre bosque tropical y bosque de *Pinus-Quercus*). Las variaciones dentro de cada uno de los Periodos estuvo probablemente asociada a cambios en el balance hídrico del suelo y la atmósfera.
- 4. Durante el Periodo I, los episodios caracterizados por la dominancia del bosque tropical, asociados a condiciones cálido-húmedas, parecen haber sido el resultado de una distribución homogénea de la humedad a lo largo del año, conducida por valores moderados de insolación estacional en 15°N (estacionalidad tenue). Los episodios de vegetación abierta, asociados a condiciones de sequía,

probablemente derivaron de una distribución desigual en la precipitación a lo largo del año (diferencia máxima entre insolación de invierno y verano). La sequía parece haber sido más intensa cuando la insolación de verano alcanzó valores mínimos, probablemente debido a una posición sur de la ZCIT.

- 5. Es posible que las concentraciones de CO<sub>2</sub> hayan jugado un papel preponderante en términos de la estructura de la vegetación en cuanto la eficiencia de esta en el uso del agua puede haber constituido un circuito de retroalimentación: menores concentraciones de CO<sub>2</sub> pueden haber desencadenado sequía pervasiva, mientras mayores concentraciones facilitaron la preservación de la humedad en el suelo.
- 6. A escala sub-orbital, las dos primeras etapas que se presentaron en el Periodo G, parecen haber sido resultado de la competencia entre dinámicas del sistema tropical y dinámicas de altas latitudes (ambas dependientes del estado particular de sus componentes). Mientras que las dos últimas etapas de este Periodo, parecen haber estado asociadas a una respuesta particular del sistema climático tropical (dependiente del estado de sus componentes en un espacio y tiempo determinado) a los forzamientos de insolación. En este sentido, es necesaria la producción de un registro de mayor resolución para identificar los detonadores y modos de respuesta del sistema en sus diferentes estados.
- 7. Al parecer, en la variabilidad que se presentó dentro del Periodo I, la Insolación precesional parece tener un papel como "detonante" de los cambios climáticos. La magnitud, dirección y velocidad de estos, parece estar fuertemente influenciada por el estado de los componentes del sistema climático tropical y su interacción con el de otras latitudes. Aún es necesario explorar esta condición en un registro que abarque más ciclos climáticos.
- 8. Los resultados de este estudio plantean la necesidad imperiosa de producir registros de mayor resolución y mayor alcance temporal con el fin de evaluar las dinámicas internas de cada periodo climático en términos de patrones repetitivos y comportamientos particulares.

### 12 Literatura citada

- AHNERT, F. 1998. Introduction to Geomorphology, London, Arnold.
- ALLEY, R. B., MAROTZKE, J., NORDHAUS, W. D., OVERPECK, J. T., PETEET, D. M., PIELKE JR.,
  R. A., PIERREHUMBERT, R. T., RHINES, P. B., STOCKER, T. F., TALLEY, L. D. &
  WALLACE, J. M. 2003. Abrupt Climate Change. Science, 299, 2005-2010.
- ANSELMETTI, F. S., ARIZTEGUI, D., HODELL, D. A., HILLESHEIM, M. B., BRENNER, M., GILLI, A., MCKENZIE, J. A. & MUELLER, A. D. 2006. Late Quaternary climate-induced lake level variations in Lake Petén Itzá, Guatemala, inferred from seismic stratigraphic analysis. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 230, 52-69.
- ARELLANO, R. J. A., FLORES, G. J. S., TUN, G. J. & CRUZ, B. M. M. 2003. Etnoflora Yucatanense: Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán., Mérida, México., Universidad Autónoma de Yucatán.
- BAEDE, A. P. M., AHLONSOU, E., DING, Y. & SCHIMEL, D. 2001. The Climate System: an Overview. In: BOLIN, B. & POLLONAIS, S. (eds.) Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.: Cambridge University Press.

- BARRERA, A. 1962. La Península de Yucatán como Provincia Biótica. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 23, 71-105.
- BEGON, M., TOWNSEND, A. P. & BEGON, M. 2006. Ecology: From Individuals to Ecosystems, Blackwell publishing.
- BERGER, A. & LOUTRE, M. F. 1991. Insolation values for the climate of the last 10 million of years. Quaternary Sciences Review, 10, 297-317.
- BERGER, A. 1978. Long-term variations of daily insolation and Quaternary climatic change.

  Journal of Atmospheric Science, 35, 2362-2367.
- BIRKS, H. J. B. & BIRKS, H. H. 1980. Quaternary palaeoecology, Baltimore, University Park Press.
- BIRKS, H. J. B. 1986. Numerical zonation, comparison and correlation of Quarternary pollen-stratigraphical data. In: BERGLUND, B. E. (ed.) Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. Chichester: Wiley & Sons.
- BIRKS, H. J. B. 2003. Quantitative palaeoenvironmental reconstructions from Holocene biological data. In: MACKAY, A., BATTARBEE, R., BIRKS, J. & OLDFIELD, F. (eds.) Global change in the Holocene. London: Arnold.
- BOGOTÁ-A, R. G., GROOT, M. H. M., HOOGHIEMSTRA, H., LOURENS, L. J., VAN DER LINDEN, M. & BERRIO, J. C. 2011. Rapid climate change from north Andean Lake Fúquene pollen records driven by obliquity: implications for a basin-wide biostratigraphic zonation for the last 284 ka. Quaternary Science Reviews, 30, 3321-3337.
- BRADBURY, J. P. 1997. Sources of glacial moisture in Mesoamerica. Quaternary International, 43/44, 97-110.
- BRADLEY, R. S. 1999. Paleoclimatology, Burlington, Academic Press.

- BRENNER, M., ROSENMEIER, M. F., HODELL, D. A. & CURTIS, J. H. 2002. Paleolimnology of the Maya lowlands: long-term perspectives on interactions among, climate, environment and humans. Ancient Mesoamerica, 13, 141-157.
- BRIDGMAN, H. A. & OLIVER, J. E. 2006. The Globlal Climate System: Patterns, Processes and Teleconections, Cambridge University Press.
- BUSH, M. B. & COLINVAUX, P. A. 1990. A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. Journal of Vegetation Science, 1, 105-119.
- BUSH, M. B., CORREA-METRIO, A., HODELL, D. A., BRENNER, M., ANSELMETTI, F. S., ARISTEGUI, D., MULLER, A. D., CURTIS, J. H., BURTON, C. & GILLI, A. 2009. Reevaluation of climate change in Lowland Central America during the Last Glacial Maximum using new sediment cores from Lake Petén Itzá, Guatemala. In: VIMEUX, F., SYLVESTRE, F. & KHODRI, M. (eds.) Past climate variability from the Last Glacial Maximum to the Holocene in South America and surrounding regions. Springer.
- BUSH, M. B., HANSELMAN, J. A. & GOSLING, W. D. 2010. Nonlinear climate change and Andean feedbacks: an imminent turning point? Global Change Biology, 16, 3223-3232.
- BUSH, M. B., PIPERNO, D. R., COLINVAUX, P. A., KRISSEK, L., DE OLIVEIRA, P. E., MILLER, M. C. & ROWE, W. 1992. A 14,300 year paleoecological profile of a lowland tropical lake in Panama. Ecological Monographs, 62, 251-276.
- CAMPBELL, N. A., REECE, J. B. & URRY, L. A. 2008. Biology, 8th ed., London, United Kingdom, Pearson Benjamin Cummings.

- CÁRDENAS, M. L., GOSLING, W. D., SHERLOCK, S. C., POOLE, I., PENNINGTON, R. T. & MOTHES, P. 2011. The response of vegetation on the Andean flank in western Amazonia to Pleistocene climate change. Science, 331, 1055-1058.
- CHARNEY, J., STONE, P. H. & QUIRK, W. J. 1975. Drought in the Sahara: A Biogeophysical Feedback Mechanism. Science, 187, 434-435.
- CLEMENT, A. C., HALL, A. & BROCCOLI, A. J. 2004. The importance of precessional signals in the tropical climate. Climate Dynamics, 22, 327-341.
- COHEN, K. M., FINNEY, S. C. & GIBBARD, P. L. 2013. International Stratigraphic Chart.

  International Commission on Stratigraphy (IUGS).
- COLWELL, R. K. & RANGEL, T. F. 2010. A stochastic, evolutionary model for range shifts and richness on tropical elevational gradients under Quaternary glacial cycles.

  Philosophical Transactions of the Royal Society B, 365, 3695-3707.
- CONTRERAS-ARIAS, A. 1958. Bosquejo Climatológico. In: BELTRÁN, E. (ed.) Los recursos naturales del Sureste y su aprovechamiento. Tomo II. México: IMRNR.
- CORREA-METRIO, A. & BUSH, M. B. 2012. The late Quaternary in the Central American lowlands. An 86,000-year-long history of regional environemntal response to global climate change, Saarbrücken, Deutschland, LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG.
- CORREA-METRIO, A. 2010. Climate and vegetation of the Yucatan Peninsula during the Late Pleistocene. PhD, Florida Institute of Technology. PhD dissertation.
- CORREA-METRIO, A., BUSH, M. B., CABRERA, K. R., SULLY, S., BRENNER, M., HODELL, D. A., ESCOBAR, J. & GUILDERSON, T. 2012a. Rapid climate change and no-analog vegetation in lowland Central America during the last 86,000 years. Quaternary Science Reviews, 38, 63-75.

- CORREA-METRIO, A., BUSH, M. B., HODELL, D. A., BRENNER, M., ESCOBAR, J. & GUILDERSON, T. 2012b. The influence of abrupt climate change on the ice-age vegetation of the Central American lowlands. Journal of Biogeography, 39, 497-509.
- CORREA-METRIO, A., BUSH, M. B., PÉREZ, L., SCHWALB, A. & CABRERA, K. R. 2011a. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. The Holocene, 21, 681-692.
- CORREA-METRIO, A., BUSH, M.B., 2012. The late Quaternary in the Central American lowlands. An 86,000-year-long history of regional environmental response to global climate change. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG, Saarbrücken, Deutschland.
- CORREA-METRIO, A., LOZANO-GARCIA, M. S., XELTZUANTZI, S. & SOSA-NAJERA, M. S. 2012c. Vegetation in western central Mexico during the last 50 000 years: modern analogs and climate in Zacapu Basin. Journal of Quaternary Science, 27, 509-518.
- CORREA-METRIO, A., MEAVE, J. A., LOZANO-GARCÍA, S. & BUSH, M. B. in press. Environmental determinism and neutrality in vegetation at millennial time scales. Journal of Vegetation Science, DOI: 10.1111/jvs.12129.
- CORREA-METRIO, A., URREGO, D. H., CABRERA, K. R. & BUSH, M. B. 2011b. paleoMAS:

  Paleoecological Analysis. R package version 2.0-1 ed.: The R Project for

  Statistical Computing. http://CRAN.R-project.org/package=paleoMAS.
- CROWLEY, T. J. & NORTH, G. R. 1988. Abrupt Climate Change and Extinction Events in Earth History. Science, 240, 996-1002.

- CURTIS, J. H. & HODELL, D. A. 1996. Climate variability on the Yucatan Peninsula (Mexico) during the past 3500 years, and implications for Maya cultural evolution.

  Quaternary Research, 46, 37-47.
- CURTIS, J. H., BRENNER, M., HODELL, D. A., BALSER, R. A., ISLEBE, G. A. & HOOGHIEMSTRA,
  H. 1998. A multi-proxy study of Holocene environmental change in the Maya
  lowlands of Peten, Guatemala. Journal of Paleolimnology, 19, 139-159.
- DALLEMEIER, F. E. 1992. Long-term Monitoring of Biological Diversity in Tropical Forest Areas, Paris, UNESCO.
- DAVIS, M. B. & SHAW, R. G. 2001. Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. Science, 292, 673-679.
- DEEVEY, K. A., BRENNER, M., FLANNERY, M. S. & YEZDANI, G. H. 1980. Lakes Yaxha and Sacnab, Peten, Guatemala: limnology and hydrology. Archives of Hydrobiology, 57, 419-460.
- DENTON, G. H. & HUGHES, T. J. 1983. Milankovitch theory of ice ages: Hypothesis of icesheet linkage between regional insolation and global climate. Quaternary Research, 20, 125-144.
- DESPRAT, S., SÁNCHEZ GOÑI, M. F., TURON, J.-L., DUPRAT, J., MALAIZÉ, B. & PEYPOUQUET, J.-P. 2006. Climatic variability of Marine Isotope Stage 7: direct land—sea—ice correlation from a multiproxy analysis of a north-western Iberian margin deep-sea core. Quaternary Science Reviews, 25, 1010-1026.
- DUCH, G. J. 1991. Fisiografía del estado de Yucatán. Su relación con la agricultura.

  Universidad Autónoma de Chapingo. México, DF.
- EPICA COMMUNITY MEMBERS 2006. One-to-one coupling of glacial climate variability in Greenland and Antarctica. Nature, 444, 195-198.

- EPICA COMMUNITY MEMBERS 2006. One-to-one coupling of glacial climate variability in Greenland and Antarctica. Nature, 444, 195-198.
- EPICA COMMUNITY MEMBERS, AGUSTIN, L., BARBANTE, C., BARNOEA, P. R. F., BARNOLA, J. M., BIGLER, M., CASTELLANO, E., CATTANI, O., CHAPELLAZ, J., DAHL-JENSEN, D., DELMONTE, B., DREYFUS, G., DURAND, G., FALOURD, S., FISCHER, H., FLÜCKIGER, J., HANSSON, M. E., HUYBRECHTS, P., JUGIE, G., JOHNSEN, S. J., JOUZEL, J., KAUFMANN, P., KIPFSTUHL, J., LAMBERT, F., LIPENKOV, V. Y., LITTOT, G. C., LONGINELLI, A., LORRAIN, R., MAGGI, V., MASSON-DELMOTTE, V., MILLER, H., MULVANEY, R., OERLEMANS, J., OERTER, H., OROMBELLI, G., PARRENIN, F., PEEL, D. A., PETIT, J.-R., RAYNAUD, D., RITZ, C., RUTH, U., SCHAWANDER, J., SIEGENTHALER, U., SOUCHEZ, R., STAUFFER, B., STEFFENSEN, J. P., STENNI, B., STOCKER, T. F., TABACCO, I. E., UDISTI, R., VAN DE WAL, R. S. W., VAN DEN BROEKE, M., WEISS, J., WILHELMS, F., WINTHER, J.-G., WOLFF, E. W. & ZUCCHELLI, M. 2004. Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. Nature, 249, 623-628.
- ESPADAS-MANRIQUE, C., DURÁN, R. & ARGÁEZ, J. 2003. Phytogeographic analysis of taxa endemic to the Yucatan Peninsula using geographic information systems, the domain heuristic methods and parsimony analysis of endemicity. Diversity and Distributions, 9, 313-330.
- FAEGRI, K. & IVERSEN, J. 1989. Textbook of pollen analysis, Chichester, Wiley.
- FERNÁNDEZ, C. G. C., TAPIA, M. J. L., DUNO-DE STEFANO, R., RAMÍREZ, M. I. M., CAN ITZÁ, L., HERNÁNDEZ, A. S. & CASTILLO, A. 2012. La flora de la Península de Yucatán Mexicana: 250 años de conocimiento florístico. CONABIO. Biodiversitas, 101, 6-10.

- FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA, I. 1993. Geology of Mexico: A synopsis. In: RAMAMMORTHY,

  T. P., BYE, R. A., LOT, A. & FA, J. (eds.) Biological diversity of Mexico: Diversity
  and Distribution. New York: Oxford University Press.
- FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA, I. 1998. Geología de México: Una sinopsis. In:

  RAMAMMORTHY, T. P., BYE, R., LOT, A. & FA, J. (eds.) Diversidad biológica de

  México: Orígenes y distribución. México: Instituto de Biología, Universidad

  Nacional Autónoma de México.
- GAUCH, H. G., JR. 1982. Multivariate analysis in community ecology, Cambridge, Cambridge University Press.
- GIANNINI, A., KUSHNIR, Y. & CANE, M. A. 2000. Interannual variability of Caribbean rainfall, ENSO, and the Atlantic Ocean. Journal of Climate, 13, 297-311.
- GIDDINGS, L. & SOTO, M. 2003. Rhythms of precipitation in the Yucatan Peninsula. In: GOMEZ-POMPA, A., ALLEN, M. F., FEDICK, S. L. & JIMENEZ-OSORNIO, J. J. (eds.) The Lowland Maya area: Three millenia at the human-wildland interface. Binghamton, New York: Haworth Press.
- GOLDMAN, E. A. & MOORE, R. T. 1946. The biotic provinces of México. Journal of Mammals, 4, 347-370.
- GONZÁLEZ, C. & DUPONT, L. M. 2009. Tropical salt marsh succession as sea-level indicator during Heinrich events. Quaternary Science Reviews, 28, 939-946.
- GRAF, K. 1989. Palinología del cuaternario reciente en los Andes del Ecuador, del Perú, y de Bolivia. Boletín Servicio Geológico Bolivia, 4, 69-91.
- GROOT, M. H. M., BOGOTÁ, R. G., LOURENS, L. J., HOOGHIEMSTRA, H., VRIEND, M.,
  BERRIO, J. C., TUENTER, E., VAN DER PLICHT, J., VAN GEEL, B., ZIEGLER, M.,
  WEBER, S. L., BETANCOURT, A., CONTRERAS, L., GAVIRIA, S., GIRALDO, C.,
  GONZÁLEZ, N., JANSEN, J. H. F., KONERT, M., ORTEGA, D., RANGEL, O.,

- SARMIENTO, G., VANDENBERGHE, J., VAN DER HAMMEN, T., VAN DER LINDEN, M. & WESTERHOFF, W. 2011. Ultra-high resolution pollen record from the northern Andes reveals rapid shifts in montane climates within the last two glacial cycles. Climate of the Past, 7, 299-316.
- GROOTES, P. M., STEIG, E. J., STUIVER, M., WADDINGTON, E. D. & MORSE, D. L. 1994. A new ice core record from Taylor Dome, Antarctica. EOS Transactions, 75, 225.
- HANSELMAN, J. A., BUSH, M. B., GOSLING, W. D., COLLINS, A., KNOX, C., BAKER, P. A. & FRITZ, S. C. 2011. A 370,000-year record of vegetation and fire history around Lake Titicaca (Bolivia/Peru). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 305, 201-214.
- HASTENRATH, S. 1997. Annual cycle of upper air circulation and convective activity over the tropical Americas. Journal of Geophysical Research, 102, 4267-4274.
- migration of the Intertropical Convergence Zone through the Holocene. Science, 293, 1304-1308.
- HAYS, J. D., IMBRIE, J. & SHACKLETON, N. J. 1976. Variations in the earth's orbit: Pacemaker of the ice age. Science, 194, 1121-1132.
- HERNÁNDEZ, M. E., CARRASCO, G. 2007. Rasgos climáticos más importantes. In: LUNA, I., MORRONE, J.J., ESPINOSA, D. (ed.) Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. México, D.F.: CONABIO-UNAM.
- HEWITT, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. Nature, 405, 907-913.
- HILL, M. O. & GAUCH, H. G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. Vegetatio, 42, 41-58.

- HILLESHEIM, M. B., HODELL, D. A., LEYDEN, B. W., BRENNER, M., CURTIS, J. H., ANSELMETTI, F. S., ARIZTEGUI, D., BUCK, D. G., GUILDERSON, T. P., ROSENMEIER, M. F. & SCHNURRENBERGER, D. W. 2005. Climate change in lowland Central America during the late deglacial and early Holocene. Journal of Quaternary Science, 20, 363-376.
- HODELL, D. A., ANSELMETTI, F. S., ARISTEGUI, D., BRENNER, M., CURTIS, J. H., GILLI, A., GRZESIK, A., GUILDERSON, T. J., MÜLLER, A. D., BUSH, M. B., CORREA-METRIO, A., ESCOBAR, J. & KUTTEROLF, S. 2008. An 85-ka record of climate change in lowland Central America Quaternary Science Reviews, 27, 1152-1165.
- HODELL, D. A., ANSELMETTI, F., BRENNER, M., ARIZTEGUI, D. & PARTY, P. S. 2006. The Lake Petén Itzá Scientific Drilling Project. Scientific Drilling, 3, 25-29.
- HODELL, D. A., BRENNER, M. & CURTIS, J. H. 2000. Climate change in the northern american tropics and subtropics since the last ice age: Implications for Environment and Culture. In: LENTZ, D. L. (ed.) Imperfect Balance: Landscape Transformations in the Precolumbian Americas. New York: Columbia University Press.
- HODELL, D. A., CURTIS, J. H., JONES, G. A., HIGUERA-GUNDY, A., BRENNER, M., BINFORD,
   M. W. & DORSEY, K. T. 1991. Reconstruction of Caribbean climate change over the past 10,500 years. Nature, 352, 790-793.
- HODELL, D. A., TURCHYN, A. V., WISEMAN, C. J., ESCOBAR, J., CURTIS, J. H., BRENNER, M.,
   GILLI, A., MUELLER, A. D., ANSELMETTI, F., ARIZTEGUI, D. & BROWN, E. T.
   2012. Late Glacial temperature and precipitation changes in the lowland
   Neotropics by tandem measurement of δ18O in biogenic carbonate and
   gypsum hydration water. Geochimica et Cosmochimica Acta, 77, 352-368.
- HODELL, D.A., ANSELMETTI, F., BRENNER, M., ARIZTEGUI, D., PARTY, P.S., 2006. The Lake

  Petén Itzá Scientific Drilling Project. Scientific Drilling 3, 25-29.

- HODKINSON, T. R., JONES, M. B., WALDREN, S. & PARNELL, A. N. 2011. Climate Change, Ecology and Systematics, Cambridge, United Kingdom., Cambridge University Press.
- HOOGHIEMSTRA, H., MELICE, J. L., BERGER, A. & SHACKLETON, N. J. 1993. Frequency spectra and paleoclimatic variability of the high-resolution 30-1450 ka Funza I pollen record (Eastern Cordillera, Colombia). Quaternary Science Reviews, 12, 141-156.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22, 415-427.
- HUYBERS, P. 2006. Early Pleistocene Glacial Cycles and the Integrated Summer Insolation Forcing. Science, 313, 508-511.
- IBARRA-MANRIQUEZ, G. & OYAMA, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. American Journal of Botany, 79, 383-394.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G., VILLASEÑOR, J. L., DURÁN, R. & MEAVE, J. 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. Journal of Biogeography, 29, 17-29.
- IMBRIE, J. D., HAYS, J., MARTINSON, D. G., MCINTYRE, A., MIX, A., MORLEY, J. J., PISIAS, N. G., PRELL, W. L. & SHACKLETON, N. J. 1984. The orbital theory of Pleistocene climate: support from a revised chronology of the marine 18O record. In: BERGER, A. L., IMBRIE, J., HAYS, J., KUKLA, G. & SALTZMAN, B. (eds.) Milankovitch and Climate. Dordrecht, Netherlands: Reidel.
- IPCC, I. P. O. C. C. 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, Ginebra, Suiza.

- IPCC, I. P. O. C. C. 2013. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Report of Working Group I.
- ISLEBE, G. A. & HOOGHIEMSTRA, H. 1997. Vegetation and climate history of montane Costa Rica since the last glacial. Quaternary Science Reviews, 16, 589-604.
- ISLEBE, G. A., HOOGHIEMSTRA, H., BRENNER, M., CURTIS, J. H. & HODELL, D. A. 1996. A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. The Holocene, 6, 265-271.
- JACKSON, S. T. & OVERPECK, J. T. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. Paleobiology, 26, 194-220.
- JOUZEL, J., BARKOV, N. I., BARNOLA, J. M., BENDER, M., CHAPPELLAZ, J., GENTHON, C., KOTLYAKOV, V. M., LIPENKOV, V., LORIUS, C., PETIT, J. R., D., R., RAISBECK, G., RITZ, C., SOWERS, T., STIEVENARD, M., YIOU, F. & YIOU, P. 1993. Extending the Vostok ice-core record of palaeoclimate to the penultimate glacial period. Nature, 364, 407-412.
- JOUZEL, J., MASSON-DELMOTTE, V., CATTANI, O., DREYFUS, G., FALOURD, S., HOFFMANN, G., MINSTER, B., NOUET, J., BARNOLA, J. M., CAPPELLAZ, J., FISCHER, H., GALLET, J. C., JOHNSEN, S., LEUENBERGER, M., LOULERGUE, L., LUETHI, D., OERTER, H., PARRENIN, F., RAISBECK, G., RAYNAUD, D., SCHILT, A., SCHWANDER, J., SELMO, E., SOUCHEZ, R., SPAHNI, R., STAUFFER, B., STEFFENSEN, J. P., STENNI, B., STOCKER, T. F., TISON, J. L., WERNER, M. & WOLFF, E. W. 2007. Orbital and millennial Antarctic climate variability over the past 800,000 years. Science, 317, 793-796.
- KARL, T. R. & TRENBERTH, K. E. 2003. Modern Global Climate Change. Science, 302, 1719-1723.

- KARNER, D. B. & MULLER, R. A. 2000. A Causality Problem for Milankovitch. Science, 288, 2143-2144.
- KUTTEROLF, S., FREUNDT, A., PEREZ, W., MORZ, T., SCHACHT, U., WEHRMANN, H. & SCHMINCKE, H.-U. 2008. The pacific offshore record of Plinian arc volcanism in Central America, part 1: along-arc correlations.
- LASKAR, J. & JOUTEL, B. F. 1993. Orbital, precessional and insolation quantities for the Earth from -20 Myr to +10Myr. Astronomy and Astrophysics, 270, 522-533.
- LE TREUT, H., SOMERVILLE, R., CUBASCH, U., DING, Y., MAURITZEN, C., MOKSSIT, A., PETERSON, T. & PRATHER, M. 2007. Historical Overview of Climate Change. In: SOLOMON, S., QUIN, D., MANNING, M., CHEN, Z., MARQUIS, M., AVERYT, K. B., TIGNOR, M. & MILLER, H. L. (eds.) Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: Cambridge University Press.
- LEA, D. W., PAK, D. K. & SPERO, H. L. 2000. Climate impact of late Quaternary equatorial Pacific sea surface temperature variations. Science, 289, 1719-1724.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. Numerical Ecology, Oxford, Elsevier Scientific.
- LENTON, T. M., HELD, H., KRIEGLER, E., HALL, J. W., LUCHT, W., RAHMSTORF, S. & SCHELLNHUBER, H. J. 2008. Tipping elements in the Earth's climate system. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America., 105, 1786-1789.
- LEYDEN, B. W. 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 81, 4856-4859.

- LEYDEN, B. W. 1995. Evidence of the Younger Dryas in Central America. Quaternary Science Reviews, 14, 833-839.
- LEYDEN, B. W., BRENNER, M., HODELL, D. A. & CURTIS, J. A. 1993. Late Pleistocene climate in the Central American lowlands. Geophysical Monograph, 78, 165-178.
- LEYDEN, B. W., BRENNER, M., HODELL, D. A. & CURTIS, J. H. 1994. Orbital and internal forcing of climate on the Yucatan Peninsula for the past ca. 36 ka. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 109, 193-210.
- LEYDEN, B.W., 1995. Evidence of the Younger Dryas in Central America. Quaternary Science Reviews 14, 833-839.
- LISIECKI, L. 2005. Paleoclimate time series: New alignment and compositing techniques, a 5.3-Myr benthic d18O stack, and analysis of Pliocene-Plesitocene climate transitions. PhD Dissertation, Brown University.
- LISIECKI, L. E. & RAYMO, M. E. 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic  $\delta$ 180 records. Paleoceanography, 20, PA1003.
- LOPEZ-RAMOS, E. 1973. Estudio geológico de la Península de Yucatán. Boletin de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 25.
- LOPEZ-RAMOS, E. 1982. Geología de México., México.
- LOUTRE, M.-F., BERGER, A., CRUCIFIX, M., DESPRAT, S. & SANCHEZ-GOÑI, M.-F. 2007.

  Interglacials as simulated by the LLN 2-D NH and MoBidiC climate models. In:

  SIROCKO, F., CLAUSSEN, M., SANCHEZ-GOÑI, M.-F. & LITT, T. (eds.) The Climate of Past Interglacials. Amsterdam: Elsevier.
- LUGO-HUPB, J., ACEVES-QUESADA, J. F. & ESPINASA-PEREÑA, R. 1992. Rasgos geomorfológicos mayores de la Península de Yucatán. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 10, 143-150.

- LUTGENS, F. K. & TARBUCK, E. J. 2001. The Atmosphere, Upper Saddle River, NJ, Prentice Hall.
- MACKENZIE, F. T. 2010. Our changing planet: An introduction to Earth system science and global environmental change Upper Saddle River, NJ, Prentice Hall.
- MAGAÑA, V., AMADOR, J. A. & MEDINA, S. 1999. The midsummer drought ver Mexico and Central America. Journal of Climate, 12, 1577-1588.
- MAGAÑA, V., J. A. 1999. The midsummer drought over Mexico and Central America. Journal of Climate, 12, 1577-1588.
- MARSH, M. W. & KAUFMAN, M. M. 2013. Physical Geography: Great Systems and Global Environments, Cambridge, United Kingdom.
- MESTAS-NUÑEZ, A. M., ENFIELD, D. B. & ZHANG, C. 2007. Water vapor fluxes over the Intra-Americas Sea: Seasonal and interannual variability and associations with rainfall. Journal of Climate, 20, 1910-1922.
- MESTAS-NUÑEZ, A. M., ENFIELD, D. B. & ZHANG, C. 2007. Water vapor fluxes over the Intra-Americas Sea: Seasonal and interannual variability and associations with rainfall. Journal of Climate, 20, 1910-1922.
- MIRANDA, F. 1958a. Estudios acerca de la vegetación. In: BELTRÁN, E. (ed.) Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. México, D.F: Inst. Mex. Rec. Nat. Renov.
- MIRANDA, F. 1958b. Ragos fisiográficos (de interés para los estudios biológicos) In:

  BELTRÁN, E. (ed.) Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento.

  México, D.F: Inst. Mex. Rec. Nat. Renov.
- MIX, A., BARD, E. & SCHNEIDER, R. 2001. Environmental processes of the ice age: land, oceans, glaciers (EPILOG). Quaternary Science Reviews, 20, 627-657.

- MORÁN-ZENTENO, D. J. 1984. Geología de la República Mexicana, México, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- MUELLER, A. D., ANSELMETTI, F., ARIZTEGUI, D., BRENNER, M., HODELL, D. A., CURTIS, J. H., ESCOBAR, J., GILLI, A., GRZESIK, D. A., GUILDERSON, T. P., KUTTEROLF, S. & PLÖTZE, M. 2010a. Late Quaternary palaeoenvironment of northern Guatemala: evidence from deep drill cores and seismic stratigraphy of Lake Petén Itzá. Sedimentology, 57, 1220-1245.
- MUELLER, A. D., ISLEBE, G. A., HILLESHEIM, M. B., GRZESIK, D. A., ANSELMETTI, F. S., ARIZTEGUI, D., BRENNER, M., CURTIS, J. H., HODELL, D. A. & VENZ, K. A. 2009. Climate drying and associated forest decline in the lowlands of northern Guatemala during the Holocene. Quaternary Research, 71, 133-141.
- MULLER, R. A. & MACDONALD, G. J. 1997. Glacial Cycles and Astronomical Forcing. Science, 277, 215-218.
- NAVARRO, M. J. A. 2007. Tipos de cambio en el uso del suelo en las franjas limitrofes estatales de la Península de Yucatán. Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- NICOTRA, A. B., ATKIN, O. K., BONSER, S. P., DAVIDSON, A. M., FINNEGAN, E. J., MATHESIUS, U., POOT, P., PURUGGANAN, M. D., RICHARDS, C. L., VALLADARES, F. & VAN KLEUNEN, M. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. Trends in Plant Science, 15, 684-692.
- NIXON, K. C. 2006. Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forests. In: KAPPPELLE, M. (ed.) Ecology and conservation of neotropical montane oak forests. Berlin Heidelberg: Springer.
- NOAA, N. O. A. A. 2009. Astronomical Theory of Climate Change [Online]. National Climatic Data Center, United States of America: NOAA Paleoclimatology.

- Available: http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/milankovitch.html [Accessed 5 August 2013].
- NOAA, N. O. A. A. 2010. NOAA Paleoclimatology [Online]. National Climatic Data Center,

  Unites States of America. Available:

  http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/paleo.html [Accessed 31 July 213].
- OKSANEN, J., BLANCHET, G., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H. & WAGNER, H. 2009. vegan: Community Ecology Package. 1.17-3 ed.: The R Project for Statistical Computing. http://CRAN.R-project.org/package=vegan.
- OVERPECK, J. T., WEBB, T. I. & PRENTICE, I. C. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: Dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. Quaternary Research, 23, 87-708.
- PADUANO, G. M., BUSH, M. B., BAKER, P. A., FRITZ, S. C. & SELTZER, G. O. 2003. A vegetation and fire history of Lake Titicaca since the Last Glacial Maximum. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 194, 259-279.
- PAILLARD, D. 2001. Glacial cycles: Toward a new paradigm. Reviews of Geophysics, 39, 325-346.
- PARMESAN, C. & YOHE, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature, 421, 37-42.
- PÉREZ, L. 2010. Non-marine ostracodes from the Yucatán Peninsula as late Quaternary paleoenvironmental indicators. PhD Thesis, Technischen Universität Carolo-Wilhelmina zu Braunschweig.
- PÉREZ, L., FRENZEL, P., BRENNER, M., ESCOBAR, J., HOELZMANN, P., SCHARF, B. & SCHWALB, A. 2011. Late Quaternary (24-10 ka BP) environmental history of

- the Neotropical lowlands inferred from ostracodes in sediments of Lago Petén Itzá, Guatemala. Journal of Paleolimnology, 46, 59-74.
- PÉREZ, L., LORENSCHAT, I., BUGJA, R., BRENNER, M., SCHARF, B. & SCHWALB, A. 2010.

  Distribution, diversity and ecology of modern freshwater ostracods

  (Crustacea), and hydrochemical characteristics of Lago Petén Itzá, Guatemala.

  Journal of Limnology, 69, 146-159.
- PETERSON, L. C., HAUG, G. H., HUGHEN, K. A. & RÖHL, U. 2000. Rapid changes in the Hydrologic cycle of the Tropical Atlantic during the Last Glacial. Science, 290, 1947-1951.
- PETIT, J. R., JOUZEL, J., RAYNAUD, D., BARKOV, N. I., BARNOLA, J.-M., BASILE, I., CHAPPELLAZ, J., DAVIS, M., DELAYGUE, G., MELMOTTE, M., KOTLYAKOV, V. M., LEGRAND, M., LIPENKOV, V. Y., LORIUS, C., PEPIN, L., RITZ, C., SLTZMAN, E. & STIEVENARD, M. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. Nature, 399, 429-436.
- PIERREHUMBERT, R. T. 2010. Principles of planetary climate, Cambridge, United Kingdom, Cambridge University Press.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2009. R: A language and environment for statistical computing. 2.10 ed. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, http://www.R-project.org: R Foundation for Statistical Computing
- REGOLET, A. 2009. Reconstitution des niveaux lacustres du lac Petén Itza (Guatemala) au cours des derniers 85000 ans à partir de l'étude des diatomées. Master Thesis, Université Paul Cezanne Université de Provence.
- RHOLI, R. V. & VEGA, A. J. 2012. Climatology, Jones and Bartlett Publishers.
- RODGERS, J. C. & HORN, S. P. 1996. Modern pollen spectra from Costa Rica. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 124, 53-71.

- ROHLI, R. V. & ANTHONY, V. J. 2012. Climatology, Sudbury, Massachusetts, U.S.A., Jones and Bartlett Learning.
- ROSE, W. I., CONWAY, F. M., PULLINGER, C. R., DEINO, A. & MCINTOSH, W. C. 1999. An improved age framework for late Quaternary silicic eruptions in northern Central America. Bulletin of Volcanology, 61, 106-120.
- ROUCOUX, K. H., TZEDAKIS, P. C., FROGLEY, M. R., LAWSON, I. T. & PREECE, R. C. 2008.

  Vegetation history of the marine isotope stage 7 interglacial complex at Ioannina, NW Greece. Quaternary Science Reviews, 27, 1378-1395.
- RYAN, R. M. 1963. The biotic provinces of Central America. Acta Zoológica Mexicana, 6, 1-55.
- RZEDOWSKI, J. & CALDERÓN DE RZEDOWSKI, G. 2003. Flora del Bajío y Regiones Adyacentes, México, Instituto de Ecología, A. C. y la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- RZEDOWSKI, J. 1990. Carta vegetación potencial (1:4 x 106). Atlas Nacional de México., México, D.F., Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.
- RZEDOWSKI, J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital ed. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- SHACKLETON, N. J. 2000. The 100,000 year ice-age cycle identified and found to lag temperature, carbon dioxide and orbital eccentricity. Science, 289, 1897-1902.
- SMITH, D. L. 1985. Caribbean Plate Relative Motions. In: STEHLI, F. G. & WEBB, S. D. (eds.)

  The great American biotic interchange. New York: Plenum.

- SMOL, J. P. & DOUGLAS, M. S. V. 2007. From controversy to consensus: making the case for recent climate change in the Arctic using lake sediments. Frontiers in Ecology and the Environment, 5, 466-474.
- SOBER, E. 1991. Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference, Cambridge,
  Massachusetts, Massachusetts Institute of Technology Press.
- SOLOMON, S., PLATTNER, G.-K., KNUTTI, R. & FRIEDLINGSTEIN, P. 2009. Irreversible climate change due to carbon dioxide emissions. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106, 1704-1709.
- SOSA-NAJERA, M. S. 2013. El Holoceno tardío en el occidente de México: El registro palinológico y geoquímico del lago cráter de Santa María del Oro, Nayarit.

  Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México.
- STOCKMARR, J. 1972. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. Pollen et Spore, XIII, 615-621.
- STRATTON, J. N., SOWERS, J. M. & LETTIS, W. R. 2000. Quaternary Geochronology: Methods and Applications, Washington D.C., United States of America., American Geophysical Union.
- SUGITA, S., MACDONALD, G. M. & LARSEN, C. P. S. I. J. S. C., H. CACHIER, J.G. GOLDAMMER & B. STOCKS (Sugita et al.). VOL. 51. PP. .,. 1997. Reconstruction of fire disturbance and forest succession from fossil pollen in lake sediments: Potential and limitations. In: CLARK, J. S., CACHIER, H., GOLDAMMER, J. G. & STOCKS, B. (Sugita et al.) Sediment Records of Biomass Burning and Global Change. Springer, Berlin: NATO ASI Series. Series 1: Global Environmental Change.
- TAMAYO, J. L. 1999. Geografía Moderna de México, México, Trillas.

- TEJERO-DÍEZ, J. D., REYES-SALAS, M. & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, E. 1988. Lluvia de polen moderno en un gradiente altitudinal con vegetación templada en el municipio de Ocuilán, Estado de México, México. Palynologica et Paleobotanica, 1, 61-80.
- THOMAS, C. D., CAMERON, A., GREEN, R. E., BAKKENES, M., BEAUMONT, L. J., COLLINGHAM, Y. C., ERASMUS, B. F. N., FERREIRA DE SIQUEIRA, M., GRAINGER, A., HANNAH, L., HUGHES, L., HUNTLEY, B., VAN JAARSVELD, A. S., MIDGLEY, G. F., MILES, L., ORTEGA-HUERTA, M. A., TOWNSEND, A. P., PHILLIPS, O. L. & WILLIAMS, S. E. 2004. Extinction risk from climate change. Nature, 427, 145-148.
- TOLEDO, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: PRANCE, G.

  T. (ed.) Biological Diversification in the Tropics. New York: Columbia University

  Press.
- TORRES-COLIN, R., DUNO-DE STEFANO, R. & LORENA-CAN, L. 2009. El genero Bauhinia (Fabaceae, Caesalpinioideae, Cercideae) en la peninsula de Yucatan (Mexico, Belice y Guatemala). Revista Mexicana de Biodiversidad, 80, 293-301.
- TOWNSEND, R. C., BEGON, M. & HARPER, L. J. 2008. Essentials of ecology, Blackwell publishing
- TRENBERTH, K. E. & FASULLO, J. T. 2010. Tracking Earth's Energy. Science, 328, 316-317.
- TRENBERTH, K. E., FASULLO, J. T. & KIEHL, J. 2009. Earth's Global Energy Budget. Bulletin of the American Meteorological Society, 90, 311-323.
- TZEDAKIS, P. C., LAWSON, I. T., FROGLEY, M. R., HEWITT, G. M. & PREECE, R. C. 2002.

  Buffered Tree Population Changes in a Quaternary Refugium: Evolutionary

  Implications. Science, 297, 2044-2047.

- TZEDAKIS, P. C., MCMANUS, J. F., HOOGHIEMSTRA, H., OPPO, D. W. & WIJMSTRA, T. A. 2003. Comparison of changes in vegetation in northeast Greece with records of climate variability on orbital and suborbital frequencies over the last 450 000 years. Earth and Planetary Science Letters, 212, 197-212.
- URREGO, D. H., BUSH, M. B., SILMAN, M. R., CORREA-METRIO, A., LEDRU, M.-P., MAYLE, F. E., PADUANO, G. & VALENCIA, B. G. 2009. Millennial-scale ecological changes in tropical South America since the Last Glacial Maximum. In: VIMEUX, F., SYLVESTRE, F. & KHODRI, M. (eds.) Past climate variability from the Last Glacial Maximum to the Holocene in South America and surrounding regions. Springer-Verlag.
- URREGO, D. H., SILMAN, M. R., CORREA-METRIO, A. & BUSH, M. B. 2011. Pollen-vegetation relationships along steep climatic gradients in western Amazonia.

  Journal of Vegetation Science, 22, 795-806.
- VÁSQUEZ, B. L. F. 2012. Variaciones en la temperatura superficial del oceáno asociados a cambios en el nivel del mar del Pleistoceno tardío registrados en depósitos de corales fósiles de Siderastrea siderea localizados en la Península de Yucatán, México. Tesis de doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México.
- WALISER, D. E., SHI, Z., LANZANTE, J. R. & OORT, A. H. 1999. The Hadley Cell circulation: assessing NCEP/NCAR reanalysis and sparse in-situ estimates. Climate Dynamics, 15, 719-735.
- WANG, C. & LEE, S.-K. 2007. Atlantic warm pool, Caribbean low-level jet, and their potential impact on Atlantic hurricanes Geophysiscal Research Letters, 34, L02703.
- WANG, C., ENFIELD, D. B., LEE, S. K. & LANDSEA, C. W. 2006. Influences of the Atlantic Warm pool on Western Hemisphere summer rainfall and Atlantic hurricanes.

  Journal of Climate, 19, 3011-3028.

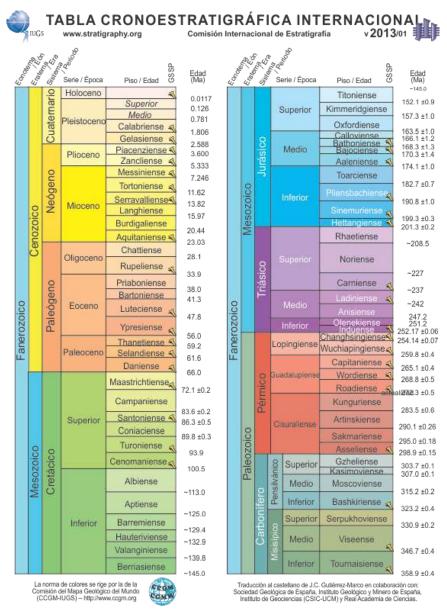
- WARD, W. 1985. Quaternary geology of northeastern Yucatan Peninsula. New Orleans Geological Society Publication, 23-29.
- WEIDIE, A. E. 1985. Geology of the Yucatán platform. In: WEIDIE, A. E., WARD, W. C. & BACK, W. (eds.) Geology and hydrogeology of the Yucatán and Quaternary geology of northeastern Yucatán Peninsula. New Orleans: New Orleans Geological Society.
- WENG, C., BUSH, M. B. & CHEPSTOW-LUSTY, A. J. 2004. Holocene changes of Andean alder (*Alnus acuminata*) in highland Ecuador and Peru. Journal of Quaternary Science, 19, 685-691.
- WENG, C., BUSH, M. B. & SILMAN, M. R. 2004b. An analysis of modern pollen rain on an elevational gradient in southern Peru. Journal of Tropical Ecology, 20, 113-124.
- WILLIAMS, J. W. & JACKSON, S. T. 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. Frontiers in Ecology and the Environment, 5, 475-482.
- WILLIAMS, J. W., JACKSON, S. T. & KUTZBACH, J. E. 2007. Projected distributions of novel and desappearing climates by 2100 AD. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104, 5738-5742.
- WILSON, E. M. 1980. Physical geography of the Yucatan Peninsula. In: MOSELEY, E. H. & TERRY, E. D. (eds.) Yucatan: a world apart. Tuscaloosa: The University of Alabama Press.
- WUNSCH, C. 2004. Quantitative estimate of the Milankovitch-forced contribution to observed Quaternary climate change. Quaternary Science Reviews, 23, 1001-1012.
- ZACHOS, J., PAGANI, M., SLOAN, L., THOMAS, E. & BILLUPS, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. Science, 292, 686-693.

- ZAWISKA, I., ZAWISZA, E., WOSZCZYK, M., SZEROCZYŃSKA, K., SPYCHALSKI, W. & CORREA-METRIO, A. 2013. Cladocera and geochemical evidence from sediment cores show trophic changes in Polish dystrophic lakes. Hydrobiologia, 715, 181-193.
- ZHAO, Y., BRACONNOT, P., MARTI, O., HARRISON, S. P., HEWITT, C., KITHOH, A., LIU, Z., MIKOLAJEWICZ, B., OTTO-BLIESNER, B. & WEBER, S. L. 2005. A multi-model analysis of the role of the ocean on the African and Indian monsoon during the mid-Holocene. Climate Dynamics, 25, 777-800.

## 13 Anexos

Anexo 1. Tabla cronoestratigráfica internacional, desde el Periodo Carbonífero hasta el Cuaternario (sinopsis). Modificada de (Cohen et al., 2013). Tabla completa en :

http://stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2013-01Spanish.pdf







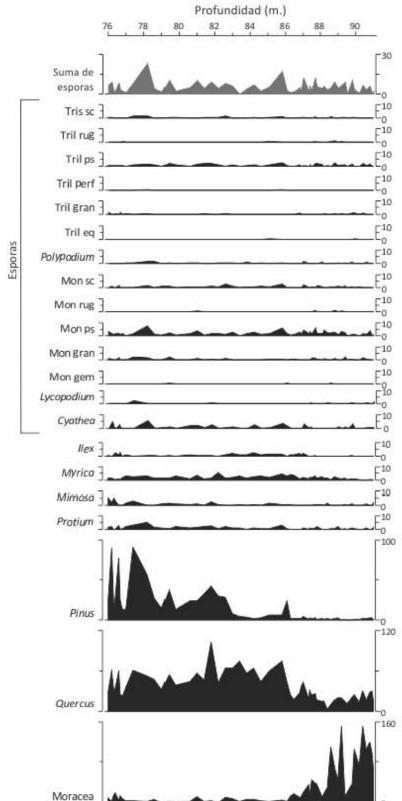




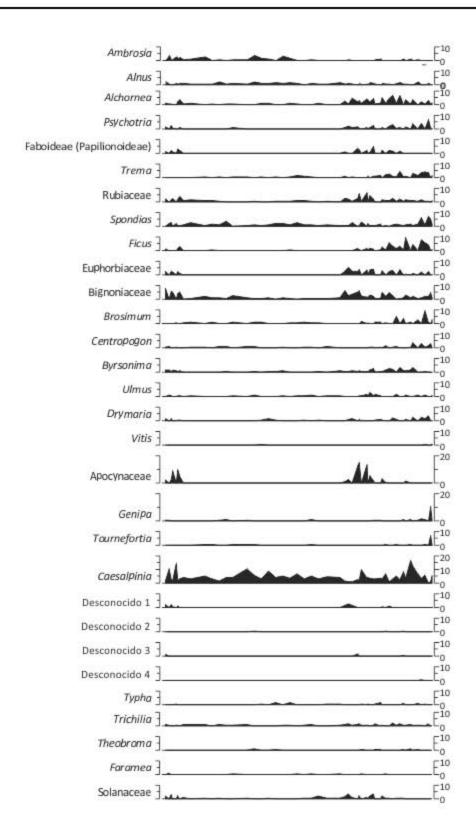
Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years 0.2 M Brunhes dd-0.7 Q P e 1.0 1.0 0 0 1.2 1.2 n Matuyama 1.9 2.1 2.2 2.1 24: Major divisions Marine stage Antarctic UNIVERSITY OF CAMBRIDGE Universiteit Utrecht

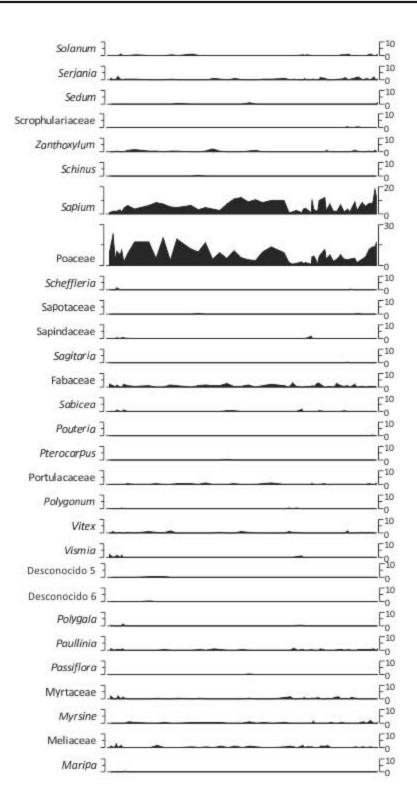
1425 Japonese inpatient

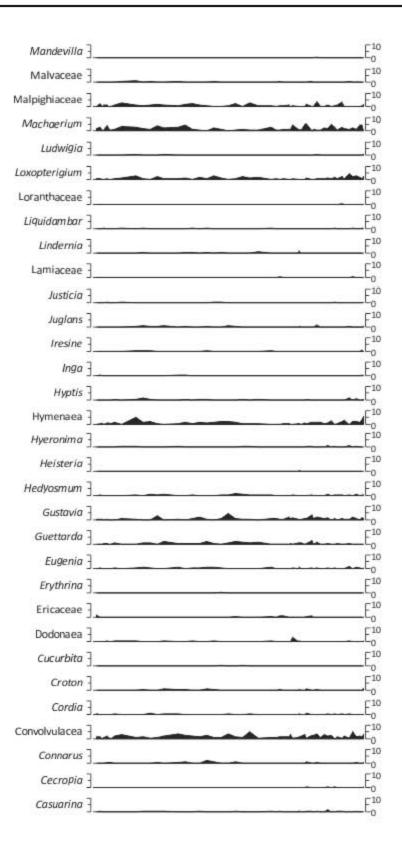
Anexo 2. Tabla de correlación cronoestratigráfica global de los últimos 2.7 millones de años (sinopsis). Modificada de Cohen et. al. 2010. Tabla completa en <a href="http://stratigraphy.org/upload/QuaternaryChart.pdf">http://stratigraphy.org/upload/QuaternaryChart.pdf</a>

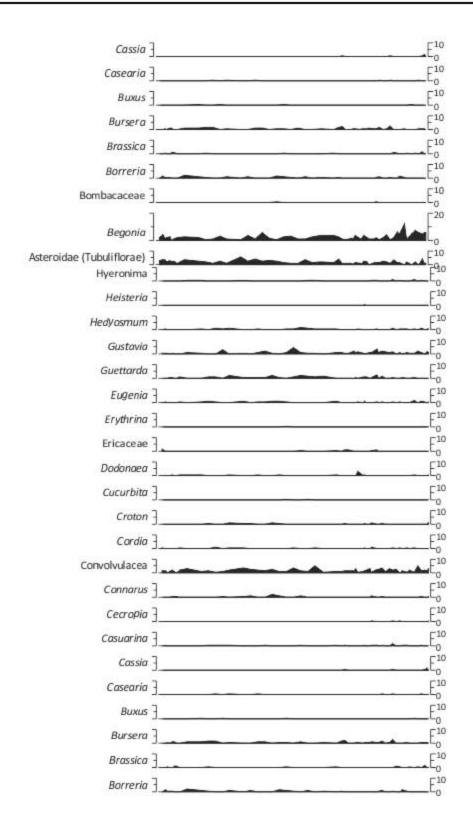


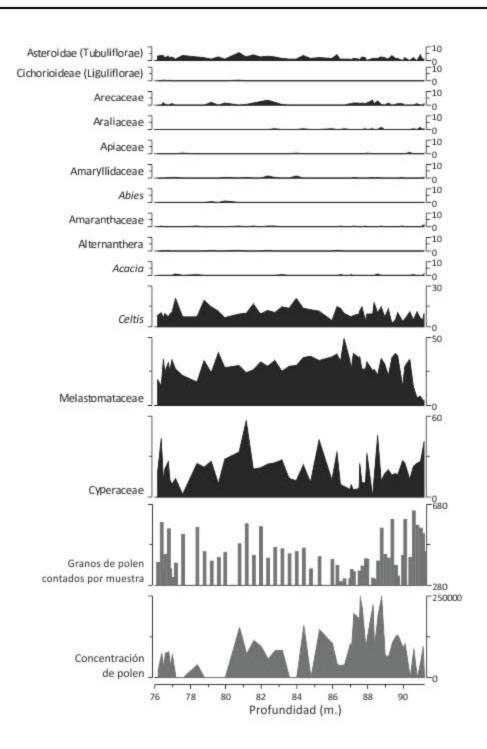
Anexo 3. Diagrama de polen con todos los taxa identificados en el análisis polínico.











Anexo 4. Puntajes de los taxa en los cuatro primeros ejes del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA)

Taxa	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Abies	-1.89693993	-2.06047656	5.15473536	-7.32494792
Acacia	0.68060459	-2.21987259	2.35286661	-2.86669583
Alchornea	1.24089127	1.4301897	0.2090613	-0.87945506
Alnus	-0.30234034	0.59457929	0.40566959	-0.62268592
Alternanthera	-1.63665891	0.98420596	2.02692836	-0.89222669
Amaranthaceae	0.43946808	-2.14948147	0.76265359	1.07114846
Amaryllidaceae	-1.05695202	-2.49196819	-0.48698922	-1.12369347
Ambrosia	-1.75262289	-0.1241914	1.46344882	1.97707368
Apiaceae	0.85192551	-3.32092791	-2.00143974	0.41964644
Apocynaceae	0.50477052	3.03946342	1.54768131	-0.15602
Araliaceae	1.60391081	-0.25322404	-1.46260952	-2.25189831
Arecaceae	0.04398001	-0.63560049	1.3558215	-2.11612924
Cichorioideae (Liguliflorae)	-1.15337012	2.23996048	3.74072708	2.09790643
Asteroidae (Tubuliflorae)	-0.36422321	0.80086993	0.67274381	0.56036172
Begonia	0.76816727	-0.98317173	-0.94621822	1.52557112
Bignoniaceae	0.62536861	1.51056473	1.16588602	-0.17934578
Bombacaceae	-0.46642138	1.50567151	-1.68387296	-1.25582456
Borreria	-1.50785823	-0.45704196	0.92444017	0.34432495
Brassica	1.18870753	1.22471016	0.6122513	0.56851904
Brosimum	1.10708677	-3.7713612	-1.2900416	1.31355398
Bursera	-0.32361106	-0.41417413	1.02077409	-2.92619333
Buxus	-0.97534112	-1.3858329	-3.16785863	1.52338685
Byrsonima	1.07709076	1.10612349	0.4363137	1.56936298
Caesalpinia	-0.07597753	-0.88974729	-0.51983838	1.56428102
Casearia	0.29531366	-2.75775969	3.52931419	-4.74112504
Cassia	1.77851033	-2.0779281	-0.95168105	-5.51687403
Casuarina	-0.01540088	-2.42594259	-0.28044963	-3.5053531
Cecropia	1.20234022	-5.53075111	0.90768488	2.12564483
Celtis	-0.11797378	0.21340731	-0.18085499	-1.25964748
Centropogon	1.16758167	-0.98559579	0.98022257	-0.0957124
Connarus	-1.00566815	-1.04154059	1.77896115	1.54183212
Convolvulaceae	0.44097553	0.00149757	0.27605681	-0.93954766
Cordia	-0.18290836	-2.5442011	0.78486351	-0.29102334
Croton	-0.2562924	-3.07386574	3.32925451	-1.24403182
Cucurbita	-1.33599453	-3.62498237	-6.57579554	0.4984693

Dodonaea	-0.94319256	-2.77477683	-3.05581768	2.85873037
Drymaria	1.32913253	0.97321494	0.55870913	-1.75077663
Ericaceae	-0.16876833	0.40222934	-1.5397947	-4.9282248
Erythrina	-1.3942703	-3.81007633	-3.56938265	-1.2929435
Eugenia	-0.2512299	-2.2602173	0.03867049	-0.20890622
Euphorbiaceae	1.14596548	2.06287881	0.71325665	-0.9774111
Fabaceae	-0.06369601	0.32981191	-0.26510082	0.82574068
Faboideae (Papilionoideae)	0.97686353	2.58384748	0.92002472	0.91702187
Faramea	-1.59328578	-2.36944523	-2.00631599	-0.38310843
Ficus	1.77559025	1.08135193	0.61584762	-0.23518303
Genipa	1.50100149	-3.10972691	-2.2631828	-0.80438258
Guettarda	-0.88325907	-1.78219445	0.05902518	-3.66218323
Gustavia	0.49208441	-0.95310752	-2.33463244	-0.98565537
Hedyosmum	-0.31363466	-3.00800615	-2.35230761	-1.56113638
Heisteria	-0.07299196	-5.6707522	4.32175608	-4.34355499
Hyeronima	0.50678077	-3.08694969	-2.00688131	0.78146275
Hymenaea	0.78752154	-1.32706111	0.42881463	-1.14565452
Hyptis	0.11625238	-2.12540793	0.12124492	-0.37736156
Ilex	-1.1257683	0.9975394	-1.48774187	1.28850784
Inga	-0.84895877	-1.82056139	2.69688786	2.36226917
Iresine	-0.40784627	-1.67901466	-0.77963472	-3.85175215
Juglans	-0.83015279	-2.6684583	1.72826878	-2.55331312
Justicia	-2.0738492	-1.41876804	-2.98617541	3.51349946
Lamiaceae	1.63342348	0.35678377	-0.3052782	-3.81474869
Lindernia	-1.34639726	-2.99052428	2.55897271	-1.46181947
Liquidambar	-0.4906443	-0.50610507	-0.72302746	0.79501086
Loranthaceae	1.14728658	-4.7586273	-4.95354984	8.424374
Loxopterigium	0.64572575	-1.80218378	-1.03618985	1.60320549
Ludwigia	-0.47887772	-3.72411765	5.20043213	-3.64062911
Machaerium	0.47767255	-0.19538163	-0.13658822	1.477103
Malpighiaceae	-0.90891999	-1.80443857	0.75529613	0.19025432
Malvaceae	-1.53400829	-1.10585818	0.89801274	-1.86514022
Mandevilla	1.01342811	-4.92148966	9.23736564	-4.41382469
Maripa	-0.41834574	2.31434469	-0.07932938	1.662 13001
Melastomataceae	0.0049886	0.69320165	-0.62238176	0.21865971
Meliaceae	-0.65267522	0.92148394	-0.45214097	-0.957623
Mimosa	-1.21135478	0.88983815	1.83373789	0.29095275
Myrica		-0.02132505	-0.61570899	-0.73407738
,	-0.67716824	-0.02132303	0.01370033	0.75-07750
Myrsine	-0.67716824 0.30484656	-2.82286101	0.27970138	-1.58195911

	32338
<b>Paullinia</b> 0.72063595 0.86443532 1.31976105 0.359	
	99189
<b>Poaceae</b> -0.44313088 -0.85068064 1.17076795 -1.303	02635
Polygala         -0.55689602         2.93443109         2.45237619         0.301	88595
Polygonum         -0.70391793         2.33463612         0.89004633         -0.827	85232
Portulacaceae -0.61279392 -3.37000225 1.2536184 -2.312	89951
<b>Protium</b> -1.33762947 -1.02668997 0.19041087 -0.034	42602
<b>Psychotria</b> 1.61684466 1.43554493 1.04767527 -0.805	30581
Pterocarpus         -1.9271932         0.65458445         -2.71800576         3.463	50591
<b>Pouteria</b> 2.42917902 0.83545552 2.99115488 -4.05	21423
<b>Rubiaceae</b> 0.77964286 1.89165912 0.57628205 -0.38	90927
Sabicea         0.2074304         1.92432684         1.65649286         2.717	15867
	20488
•	50922
•	11514
•	01576
	94394
	84399
<b>Scrophulariaceae</b> 1.53220044 -1.95218979 -1.54047511 8.588	69273
<b>Sedum</b> 0.50761113 -5.36211136 -0.13427251 -4.375	78981
•	72847
<b>Solanum</b> 0.24820022 -1.67479774 -1.28280352 4.382	70757
<b>Solanaceae</b> 0.25689121 1.56084624 0.09184372 -1.595	12774
•	82393
	24178
•	69225
	53145
	75839
<i>Typha</i> -0.34899223 -3.73768424 -1.51577013 0.490	86064
	83507
	3144
	27796
	6538
	47675
	02285
	44438
	62456
	18701
	68434
•	18903
<b>Moracea</b> 1.76019333 0.08112901 0.30987189 0.193	7157

Quercus	-0.91617615	0.05937876	-1.05467579	-0.0458281
Pinus	-2.2041456	0.84127289	0.94924941	0.55723239
Cyperaceae	0.11869239	-0.76910443	1.2498995	0.56063197

Anexo 5. Puntajes de las muestras en los cuatro primeros ejes del Análisis de Correspondencia sin Tendencia.

Profundidad (mcd)	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
76.198	-0.29065871	0.39752561	0.32727	0.01995195
76.4	-0.89307493	0.0229541	0.2924897	0.21811783
76.503	-0.11636243	0.41247926	0.09970124	-0.03734639
76.602	-0.27493009	0.42726654	0.31363399	0.12603371
76.799	-0.82983903	0.10725537	0.06770885	0.29805827
76.902	-0.24213249	0.56704014	0.33073425	-0.00126327
77.001	-0.07596004	0.47990603	0.05383505	0.03188344
77.2	-0.37856698	-0.09763586	-0.16500776	-0.16633581
77.601	-1.01670616	0.19857209	0.09418003	0.12205273
78.398	-0.77259931	-0.07559149	0.14285306	0.06155726
78.799	-0.46093974	-0.04044286	-0.08784312	-0.11304474
79.2	-0.41742816	-0.23566463	0.14590357	-0.32067369
79.601	-0.58786037	0.07749139	-0.28763272	0.12021492
79.999	-0.42063169	-0.28173824	0.13217226	-0.22408325
80.799	-0.45472934	-0.1174265	0.04463782	0.10419811
81.189	-0.34438175	-0.2048798	0.18484738	0.22117132
81.6	-0.5917321	-0.07450522	0.05010451	-0.09227018
82	-0.65971787	0.05912746	-0.23101705	0.08358082
82.4	-0.58385539	-0.08421608	0.03977058	-0.06075867
82.801	-0.48034843	-0.02145351	-0.12678762	0.1136311
83.202	-0.31182598	-0.20334133	-0.2492918	-0.07108483
83.599	-0.34649628	-0.18344664	-0.52627986	-0.15570247
84.001	-0.27532816	-0.19766929	-0.45176957	-0.28375977
84.402	-0.26535751	-0.14389581	-0.41978449	-0.0590797
84.803	-0.24837778	-0.09578556	-0.34809199	-0.18573421
85.307	-0.31556504	-0.23672882	-0.11021379	-0.03954423
85.999	-0.38350381	-0.07373068	-0.4621173	-0.0305795
86.301	-0.36472255	0.29158157	0.04469356	0.03332523
86.5	0.08497228	0.38495095	-0.08416831	-0.2793464
86.703	0.20261075	0.35709449	-0.21978531	-0.12887025
87	0.09102908	0.69089974	0.01683221	0.06806915

87.099	0.13170402	0.63837091	-0.00091784	-0.12268989
87.202	-0.05215011	-0.08079981	-0.48013742	0.18787464
87.558	0.47706248	0.65578613	0.07843563	-0.06565979
87.598	-0.00080892	-0.2345514	-0.09445009	-0.15320436
87.702	0.42751538	0.28300823	0.03829415	-0.11920039
87.901	0.4332237	0.33420393	-0.00567711	0.02860952
88	0.30826352	-0.27314524	0.06541907	0.03583123
88.302	0.06344169	-0.366032	-0.2821579	-0.48961936
88.401	0.27597608	0.33025121	0.04403902	-0.20798531
88.6	0.30752844	-0.40524283	0.42186183	-0.11608582
88.799	0.94677886	0.2211876	0.13914597	0.01051754
89.001	0.71808955	0.21240065	0.11558154	0.06071979
89.198	0.38393303	-0.32599997	-0.00973231	-0.12313524
89.403	1.01543892	0.15888832	0.15310879	0.14342706
89.598	0.15687827	-0.2939807	-0.25036151	0.42568221
89.7	0.40861168	0.20413392	0.06216119	-0.01311749
89.998	0.34643135	-0.44992228	-0.06781297	0.29503441
90.108	0.8087868	0.05022024	0.13981921	0.16042145
90.398	0.6257754	-0.28099813	-0.13533712	0.11280672
90.601	0.98559655	-0.05412386	0.11084016	0.03927975
90.801	0.82495234	-0.42336159	0.11972696	0.03001668
91.001	0.85364877	-0.05890849	0.19975809	-0.05124483
91.101	0.72684411	-0.52967035	-0.00888144	-0.17467273
91.201	0.54607277	-0.58233762	0.27664429	-0.07863152