



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**ESPECTROS DE POLEN Y COMPOSICIÓN GEOQUÍMICA DE SEDIMENTOS A
TRAVÉS DE UN GRADIENTE AMBIENTAL EN MESOAMÉRICA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MAURICIO LEÓN CARREÑO

TUTOR PRINCIPAL: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO

INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. LORENZO VÁZQUEZ SELEM

INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., MAYO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**ESPECTROS DE POLEN Y COMPOSICIÓN GEOQUÍMICA DE SEDIMENTOS A
TRAVÉS DE UN GRADIENTE AMBIENTAL EN MESOAMÉRICA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MAURICIO LEÓN CARREÑO

TUTOR PRINCIPAL: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. LORENZO VÁZQUEZ SELEM
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., MAYO, 2022

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE GEOLOGÍA

OFICIO CPCB/283/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Evolutiva, Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de noviembre de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del estudiante **LEÓN CARREÑO MAURICIO** con número de cuenta **520010253** con la tesis titulada **“ESPECTROS DE POLEN Y COMPOSICIÓN GEOQUÍMICA DE SEDIMENTOS A TRAVÉS DE UN GRADIENTE AMBIENTAL EN MESOAMÉRICA”**, realizada bajo la dirección del **DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS
Vocal: DRA. LAURA EUGENIA BERAMENDI OROSCO
Vocal: DR. FERNANDO NÚÑEZ USECHE
Vocal: DR. LORENZO VÁZQUEZ SELEM
Secretario: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 23 de marzo de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad de poder desarrollarme académicamente durante la maestría.

Al Programa de Becas para Estudios de Posgrado del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico recibido (No. CVU: 1003896), así como al proyecto PAPIIT No. AG100722 titulado “Una aproximación multi-indicador y multi-registro a la variabilidad ambiental de la Península de Yucatán a través del Holoceno” por el apoyo económico brindado.

Al Dr. Alexander Correa Metrio por darme la oportunidad de estar bajo su dirección, y por brindarme su apoyo, asesoría, motivación y orientación durante el transcurso de este trabajo.

A los miembros del Comité Tutorial, Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo y Dr. Lorenzo Vázquez Selem por su buena disposición en todo momento, así como sus comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo.

Agradecimientos personales

Al Dr. Alex Correa por darme la oportunidad y la confianza para realizar este trabajo y formar parte de su grupo de investigación. Muchas gracias por todas tus enseñanzas, consejos y apoyo incondicional. Me llevo un gran aprendizaje que pondré en práctica siempre.

A los miembros del jurado:

Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Dra. Marisol Montellano Ballesteros

Dr. Fernando Núñez Useche

Dra. Laura Eugenia Beremendi Orosco

Dr. Lorenzo Vázquez Selem

Por sus valiosos comentarios y sugerencias que enriquecieron este trabajo.

A Melbi Ramos, Alejandra Rodríguez, Gustavo Olivares, Natalia Ovalle, Carlos Castañeda, Yosahandy Vázquez, Juan Diego Chacón y Alexis López por el apoyo, su amistad, compañerismo, y por todos los buenos momentos que me hicieron pasar durante el posgrado.

A mi palinóloga favorita Xochilt Morales por tu apoyo incondicional, y tu linda y sincera amistad.

A María Rodríguez y Blanquita Martínez por su linda amistad.

A mi familia, mis padres Julián Hevia y Martha Carreño, mi hermana Mariana León y las bendiciones Eulalia y Bibiana por todo su amor, cariño y apoyo que me han brindado durante toda la vida.

A mi familia Carreño-Lazcano y a mi Tío Lalo por el apoyo y cariño incondicional en todo momento.

Dedicatoria

A la memoria de mi abuelita Zuly, porque nadie más que tú creyó en mí y gracias a ti nunca me di por vencido. Te llevo siempre en mis pensamientos y en mi corazón. Te quiero y te querré mucho, siempre.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT.....	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. MARCO TEÓRICO.....	6
2.1. INDICADORES GEOQUÍMICOS	8
2.2. POLEN.....	11
3. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS.....	14
3.1. HIPÓTESIS	15
4. OBJETIVOS.....	16
5. ÁREA DE ESTUDIO.....	17
5.1. GEOMORFOLOGÍA.....	18
5.2. GEOLOGÍA	20
5.3. CLIMA.....	21
5.4. VEGETACIÓN	24
6. METODOLOGÍA.....	32
6.1. INDICADORES SEDIMENTARIOS	34
6.1.1. <i>Análisis geoquímicos</i>	34
6.1.1.1. Composición elemental inorgánica	34
6.1.1.2. Composición orgánica e isotópica	35
6.1.2. <i>Análisis palinológicos</i>	36
6.2. VARIABLES AMBIENTALES.....	36
6.2.1. <i>Clima</i>	36
6.2.2. <i>Vegetación</i>	37
6.2.3. <i>Impacto humano</i>	37
6.2.4. <i>Topografía</i>	38
6.2.5. <i>Geología</i>	38
6.3. ANÁLISIS DE DATOS.....	39
6.3.1. <i>Reprocesamiento de datos</i>	39
6.3.1.1. Datos geoquímicos: escalamiento multidimensional no métrico (NMDS)	39
6.3.1.2. Datos palinológicos: análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)	40
6.3.1.3. Datos climáticos: análisis de componentes principales (PCA)	40
6.3.1.4. Estadísticos del vigor de la vegetación.....	41
6.3.2. <i>Ajuste y selección de modelos estadísticos</i>	42
7. RESULTADOS.....	44
7.1. INDICADORES SEDIMENTARIOS	44
7.1.1. <i>Geoquímica</i>	44
7.1.1.1. Composición geoquímica de los sedimentos.....	44
7.1.1.2. Ordenación basada en la geoquímica de los sedimentos (NMDS)	45
7.1.2. <i>Polen</i>	47
7.1.2.1. Ensamblés palinológicos	47
7.1.2.2. Ordenación basada en los ensamblés palinológicos (DCA)	48
7.2. VARIABLES AMBIENTALES.....	51

7.2.1. <i>Clima</i>	51
7.2.2. VEGETACIÓN.....	54
7.2.3. <i>Impacto humano</i>	54
7.2.4. <i>Topografía</i>	57
7.2.5. <i>Geología</i>	57
7.3. MODELOS ESTADÍSTICOS.....	60
8. DISCUSIÓN.....	66
8.1. INDICADORES SEDIMENTARIOS.....	66
8.1.1. <i>Indicadores geoquímicos</i>	66
8.1.1.1. Composición geoquímica de los sedimentos.....	66
8.1.1.2. Señal geoquímica multivariada (NMDS).....	68
8.1.2. <i>Señal palinológica</i>	70
8.1.2.1. Ensamblajes de polen.....	70
8.1.2.2. Señal palinológica multivariada (DCA).....	71
8.2. VARIABLES AMBIENTALES REANALIZADAS.....	74
8.2.1. <i>Clima</i>	74
8.2.2. <i>Índices de vigor de la vegetación (NDVI)</i>	75
8.3. MODELOS DE LA INDICACIÓN SEDIMENTARIA EN FUNCIÓN DE LA VARIABILIDAD AMBIENTAL.....	77
9. CONCLUSIONES.....	82
10. REFERENCIAS.....	83
APÉNDICES.....	99
APÉNDICE 1. LISTADO DE LOS CUERPOS DE AGUA ESTUDIADOS.....	99
APÉNDICE 2. LISTADO DE LOS TAXONES POLÍNICOS QUE CONFORMARON LOS ESPECTROS DE POLEN. .	103
APÉNDICE 3. MODELOS DE REGRESIÓN LINEAL MÚLTIPLE AJUSTADOS.	108
APÉNDICE 4. GLOSARIO DE INDICADORES GEOQUÍMICOS.....	112
BIBLIOGRAFÍA.....	123

RESUMEN

La composición geoquímica y el contenido palinológico de la interfase agua-sedimento de los cuerpos lacustres representan archivos naturales de las condiciones ambientales que influyeron en la formación, el proceso de depósito y en la preservación del sedimento. La reconstrucción ambiental basada en evidencia palinológica y geoquímica contenida en los sedimentos lacustres descansa sobre el supuesto básico de que existe una relación intrínseca entre los atributos ambientales de los sistemas de estudio y la composición y contenido de los sedimentos. Sin embargo, aún es necesario conocer cómo se comportan los indicadores ambientales a través de gradientes ambientales regionales. Mesoamérica, entendida como espacio geográfico, es una región caracterizada por presentar una gran heterogeneidad ambiental en términos de su geología, fisiografía, climas y cobertura vegetal. En esta región existen numerosos cuerpos lacustres cuyos sedimentos permiten evaluar los efectos relativos de los diferentes componentes del ambiente sobre la composición y estructura de los indicadores sedimentarios. En este estudio, se compiló una base de datos compuesta por datos geoquímicos y palinológicos derivados de sedimentos superficiales de 132 lagos distribuidos en Mesoamérica. Cada localidad se caracterizó ambientalmente usando atributos climáticos, de cobertura vegetal, impacto humano, topografía y geología. A través del uso de técnicas estadísticas multivariadas y de regresión, se cuantificaron las relaciones entre los componentes del ambiente y los indicadores sedimentarios. Las variables ambientales se estandarizaron en el ajuste de modelos estadísticos de manera que los coeficientes estimados representaron efectos comparables de cada variable ambiental. La geoquímica elemental de los sedimentos resultó principalmente influenciada por la geología regional, mientras que la geoquímica orgánica resultó principalmente influenciada por la estacionalidad de la vegetación. Sin embargo, es probable que factores locales como la productividad primaria lacustre también tuvieran una fuerte influencia sobre la geoquímica orgánica. Una gran proporción de la variabilidad de los ensambles de polen resultó influenciada por el recambio ecológico entre la vegetación templada y la vegetación tropical, ampliamente definido por la elevación y el clima. En escalas regionales como la de este estudio, se confirma que los espectros de polen reflejan la vegetación regional, a su vez modulada por gradientes topográficos y climáticos regionales. A diferencia de los ensambles de polen, la composición geoquímica de los sedimentos mostró que las variaciones en sus componentes son de carácter primordialmente local. En términos generales, se resalta el potencial del polen para reflejar diferentes gradientes ecológicos y ambientales regionales, mientras que la geoquímica expresa de mejor manera las condiciones locales, confirmando en ambos casos su uso potencial, aunque a diferente escala, en las reconstrucciones paleoambientales.

Palabras clave: *Polen, composición geoquímica, análisis multivariado, sedimentos lacustres, Mesoamérica.*

ABSTRACT

The geochemical composition and palynological content of sediment-water interface in lacustrine bodies are natural archives of environmental conditions that influenced the formation, deposition, and preservation of sediments. Environmental reconstruction based on palynological and geochemical evidence contained in lake sediments relies on the basic assumption that there is an intrinsic relationship between environmental attributes of the studied systems and the composition of the sediments. However, it is still necessary to study the interaction between sedimentary indicators and regional environmental gradients. Mesoamerica is a geographic region characterized by high geological, physiographic, climatic, and biological heterogeneity. The region encompasses numerous lake bodies, providing an ideal setting for evaluating the relative effects of different components of the environment on the sedimentary indicators. In this study, a database composed of geochemical and palynological data from the sediment-water interface of 132 lakes across Mesoamerica was compiled. Each location was environmentally characterized in terms of climatic attributes, vegetation cover, human impact intensity, topography, and geology. The relationships between these components of the environment with the sedimentary indicators were quantified using multivariate statistical techniques and regression analysis. The analyzed environmental variables were standardized before fitting the statistical models, such that the estimated coefficients represented comparable effects for each environmental variable. Elemental geochemistry of sediments was mainly influenced by regional geology, while organic geochemistry was mainly influenced by seasonality of vegetation. However, local factors such as lacustrine primary productivity likely also had a strong influence on organic geochemistry. A large proportion of the variability of the pollen assemblages was influenced by vegetation turnover from temperate to tropical vegetation, broadly defined by elevation and climate. This study confirms that pollen spectra reflect regional vegetation, which is in turn modulated by regional topographic and climatic gradients. Unlike pollen assemblages, variability of geochemical composition of sediments was primarily local. Overall, the potential of pollen to reflect different regional ecological and environmental gradients is highlighted, while geochemistry better expresses local conditions, confirming in both cases their usefulness for palaeoenvironmental reconstructions at diverse spatial scales.

Keywords: *Pollen, geochemical composition, multivariate analysis, lake sediments, Mesoamerica.*

1. INTRODUCCIÓN

A través de la historia de la Tierra, las condiciones ambientales y, por ende, la distribución de la biodiversidad, han sido muy variables en diversas escalas espaciales y temporales (*e.g.*, Bush, 2003; Jaramillo *et al.*, 2006; Westerhold *et al.*, 2020). El estudio de estos cambios en tiempos más lejanos que el cubierto por el registro histórico ha sido posible gracias a los registros sedimentarios (Birks y Birks, 1980; Delcourt y Delcourt, 1991; Bradley, 2015). De manera particular, los sedimentos lacustres contienen evidencias de origen biótico y abiótico sobre las condiciones y ecosistemas del pasado (Cohen, 2003). Los restos de organismos presentes en el sedimento tales como el polen, las diatomeas, los ostrácodos y los cladóceros, entre otros, permiten la reconstrucción de los ecosistemas del pasado (Birks y Birks, 1980; Delcourt y Delcourt, 1991). Por otro lado, la composición geoquímica de los sedimentos ofrece indicios sobre la forma en la que fueron producidos, transportados, depositados y conservados a través del tiempo (Last y Smol, 2001b). Dado el proceso ordenado de sedimentación, las secuencias sedimentarias lacustres contienen una historia regional cuya extensión temporal depende de la edad del lago. Por otro lado, la resolución del registro es directamente proporcional a la tasa de sedimentación, misma que en lagos es usualmente alta (Davies *et al.*, 2015).

La composición y las características fisicoquímicas de los sedimentos dependen de una amplia variedad de factores. La complejidad de los procesos involucrados en la producción, el transporte, el depósito y la preservación de sedimentos dentro de los lagos y en sus cuencas hidrográficas conduce a una gama muy diversa de materiales. De esta manera, los análisis fisicoquímicos y biológicos de los sedimentos ofrecen elementos para reconstruir estos procesos (Last *et al.*, 2002; Cohen, 2003). Los datos obtenidos sobre las características sedimentarias se denominan indicadores y cada uno de ellos se asocia a la interpretación de variabilidad de las condiciones ambientales que influyeron en su formación y depósito (Birks y Birks, 2006; Rull, 2020).

Los indicadores sedimentarios pueden ser de origen biológico como el polen, las esporas, las diatomeas, los ostrácodos y el material carbonizado, entre otros, o de origen no biológico, como los compuestos orgánicos o los elementos mayores, menores y traza. Cada indicador refleja el entorno en su propia escala espaciotemporal, ocupando su lugar en la red

de interacciones que comprende el ambiente, proporcionando así información sobre diferentes aspectos de éste (Cohen, 2003; Birks y Birks, 2006; Rull, 2020). Por ejemplo, el polen depende de la vegetación regional y local, que a su vez está influenciada por factores climáticos como la temperatura, la precipitación, la estacionalidad, y factores no climáticos, como las condiciones edáficas, la disponibilidad de nutrientes y las actividades humanas (*e.g.*, deforestación o agricultura) (Curtis *et al.*, 1998; Chevalier *et al.*, 2020). Por su parte, la composición geoquímica de los sedimentos lacustres puede verse influenciada por procesos tanto naturales como antropogénicos; está determinada en gran medida por la geología de la cuenca, pero también ejercen influencia sobre ella el relieve topográfico que afecta la erodabilidad del terreno, la morfología del área de drenaje que determinan el flujo detrítico, el clima que establece el entorno de meteorización, la cobertura vegetal que influye en la intensidad de la erosión y en el aporte de materia orgánica, y los procesos de sedimentación y diagenéticos que se producen dentro del lago (Curtis *et al.*, 1998; Cohen, 2003; Boës *et al.*, 2011).

Bajo el principio del uniformismo, se asume que las relaciones entre procesos y factores ambientales con los indicadores sedimentarios que operan en el presente son las mismas que operaron en el pasado (Romano, 2015). Así, el entendimiento de las relaciones entre los indicadores ambientales y los procesos que ellos representan parte del estudio de los sedimentos y las condiciones ambientales modernas (*e.g.*, Islebe y Hooghiemstra, 1995; Meyers, 2003; Correa-Metrio *et al.*, 2011; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2018; Bush *et al.*, 2021). Mediante el estudio de la expresión de los indicadores sedimentarios a través de gradientes ambientales es posible establecer relaciones empíricas entre ellos, las cuales teóricamente conducen a una interpretación objetiva de las condiciones pasadas reflejadas en los registros sedimentarios fósiles (*e.g.*, Correa-Metrio *et al.*, 2013; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017; Franco-Gaviria *et al.*, 2018b; Caballero *et al.*, 2019).

Mesoamérica, entendida como espacio geográfico, es una región caracterizada por presentar una gran heterogeneidad ambiental en términos de su fisiografía, geología, climas y vegetación (Rzedowski, 2006; Graham, 2010). La región está caracterizada por un gran número de cuerpos lacustres cuyos sedimentos ofrecen indicación geoquímica y biológica de los distintos gradientes ambientales que se expresan en la región (Correa-Metrio *et al.*, 2011;

Correa-Metrio *et al.*, 2013; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a; Franco-Gaviria *et al.*, 2018b; Caballero *et al.*, 2019). Así, la región ofrece la oportunidad para evaluar los efectos relativos de los diferentes componentes del ambiente en la composición y estructura de los indicadores palinológicos y geoquímicos. Por medio del uso de técnicas estadísticas multivariadas y de regresión se desea contribuir al esclarecimiento de las conexiones directas e indirectas entre procesos ambientales modernos que operan en diferentes escalas espaciales y temporales y la indicación sedimentaria contenida en la interfase agua-sedimento de los cuerpos lacustres. En este sentido, el objetivo principal de este trabajo de investigación es aportar elementos para un mejor entendimiento de las relaciones entre el ambiente y los indicadores sedimentarios geoquímicos-biológicos modernos en Mesoamérica.

2. MARCO TEÓRICO

Los lagos son cuerpos de agua epicontinentales que se concentran o retienen en depresiones de la superficie terrestre. En la actualidad, los cuerpos lacustres constituyen alrededor del 1% de la superficie terrestre (Fregenal-Martínez y Meléndez, 2010). En el fondo de estos cuerpos de agua se acumulan sedimentos que relejan la interacción entre los componentes del sistema terrestre (atmósfera, hidrósfera, litósfera, biósfera) que inciden tanto en el lago como en su cuenca de captación (Gilbert, 2003; Caballero *et al.*, 2013).

Las partículas que constituyen los sedimentos lacustres representan una mezcla amplia de materiales, cuya historia de formación, movilización, transporte y depósito es compleja (O'Sullivan, 2003). Según su origen, las partículas que forman los sedimentos lacustres se pueden clasificar en dos tipos: (1) el componente *alóctono*, procedente del exterior de la cuenca del lago, y (2) componente *autóctono*, producido dentro del propio lago (O'Sullivan, 2003; Bradley, 2015). El componente alóctono ingresa al lago a través de sistemas fluviales, precipitación atmosférica y en algunos casos por drenaje subterráneo; las partículas minerales que ingresan al lago por estas vías forman sedimentos *clásticos*, que hasta cierto punto pueden contener material biológico como granos de polen, esporas, fitolitos, carbón vegetal y materia orgánica terrestre (Cohen, 2003; Zolitschka y Enters, 2009; Bradley, 2015). Por su parte, el componente autóctono está constituido por sedimentos orgánicos y evaporíticos. Los sedimentos *orgánicos* (o también denominados *biogénicos*) son aquellos generados por la productividad primaria lacustre como la materia orgánica, además de restos de organismos que pueden ser de naturaleza silíceo, calcárea o quitinosa (*e.g.*, diatomeas, ostrácodos, cladóceros). Los sedimentos *evaporíticos* son el resultado de la precipitación química de minerales derivados de solutos con los que la columna de agua se satura periódicamente (Cohen, 2003; O'Sullivan, 2003; Caballero *et al.*, 2013; Bradley, 2015). Aunque existen condiciones ambientales específicas para la formación de sedimentos clásticos, orgánicos o evaporíticos, éstas no son mutuamente excluyentes, de manera que los sedimentos lacustres suelen ser el resultado de una combinación de estos componentes (O'Sullivan, 2003).

Aunque la clasificación básica de sedimentos en material alóctono y autóctono es generalmente suficiente para discutir los orígenes de los sedimentos, para propósitos

analíticos se han definido otras fracciones según su proveniencia. Por ejemplo, las fracciones principales de sedimento pueden ser definidas en términos de componentes alogénicos, biogénicos y autigénicos (Engstrom y Wright, 1983). El material alogénico es equivalente al material alóctono, pero de naturaleza plenamente mineralógica, Pueden ser, por ejemplo, de composición siliciclástica, carbonática, vulcanoclástica e incluso salina. El material biogénico, ya sea de origen autóctono o alóctono, ha pasado a través de las cadenas alimentarias. Por lo tanto, ha sido fijado por los organismos y por ello registra la historia de la biota del lago y su cuenca. La materia autigénica consiste en material fijado como sedimento mediante procesos químicos y físicos dentro de la columna de agua del lago (componente autóctono). Sin embargo, en muchos casos los procesos diagenéticos continúan operando después del entierro, creando cambios geoquímicamente importantes en la estructura y composición de las moléculas orgánicas e inorgánicas. Por lo tanto, el término 'material endógeno' se utiliza para indicar la producción de especies químicas por procesos diagenéticos producidos después del depósito (Engstrom y Wright, 1983; Boyle, 2001). Como consecuencia los lagos representan los medios sedimentarios que probablemente registran el espectro más amplio de variabilidad composicional (Cohen, 2003; Zolitschka y Enters, 2009; Fregenal-Martínez y Meléndez, 2010).

En general, la transferencia de sedimentos de la cuenca de captación al lago está correlacionada con la cantidad de escorrentía (Zolitschka y Enters, 2009). El intemperismo físico intenso y la ausencia de una cobertura vegetal densa proporcionan grandes cantidades de sedimentos clásticos, que pueden erosionarse y transportarse fácilmente al lago. Cuando la cuenca de captación está cubierta de vegetación (por ejemplo, en condiciones más cálidas y húmedas), se reduce la disponibilidad y la capacidad de transporte del material clástico al lago. En estas situaciones, prevalece el intemperismo químico y se favorece la liberación de nutrientes del lecho rocoso que se lavan y transportan al lago como iones disueltos. Esto da como resultado un aumento en la productividad primaria, lo que a su vez conduce a la formación de sedimentos orgánicos o biogénicos (Zolitschka y Enters, 2009; Fregenal-Martínez y Meléndez, 2010). Por su parte, los sedimentos evaporíticos se forman a medida que la salinidad y el pH de un lago aumentan debido a una mayor evaporación del agua. Esto da como resultado la saturación de compuestos minerales específicos (*e.g.*, la calcita, el yeso

y la halita) que posteriormente se precipitan de la columna de agua del lago (Cohen, 2003; Zolitschka y Enters, 2009; Fregenal-Martínez y Meléndez, 2010).

Existe una amplia gama de análisis para abordar el estudio de los sedimentos. Por ejemplo, los análisis químicos comprenden la geoquímica inorgánica que puede proporcionar información sobre la erosión de la cuenca, las condiciones climáticas de la cuenca de captación, la disponibilidad de oxígeno dentro de los lagos y la contaminación antropogénica; la geoquímica orgánica, que permite evaluar la productividad lacustre, el aporte de materia orgánica, el estado de los nutrientes del lago; y los análisis biológicos, por ejemplo el análisis palinológico, el cual es útil para reconstruir la historia de la vegetación local y/o regional, las condiciones ambientales de la cuenca de captación, así como el impacto humano (Cohen, 2003; Wohlfarth, 2012; Bradley, 2015). A continuación, se desarrolla más ampliamente el tema de la indicación geoquímica y palinológica, ya que estos dos tipos de indicadores son el objeto de este trabajo de investigación.

2.1. Indicadores geoquímicos

El análisis geoquímico de los sedimentos se basa comúnmente en fracciones fácilmente extraíbles porque son las que mejor reflejan el estado del medio ambiente en el momento del depósito (Boyle, 2000; Rothwell y Croudace, 2015). Los componentes inorgánicos (elementos litogénicos) son principalmente alóctonos, dependiendo de los insumos naturales y antropogénicos en la cuenca, mientras que los componentes autigénicos (precipitados químicos) son únicamente autóctonos. Los componentes biogénicos (principalmente materia orgánica), pueden ser autóctonos si son producidos por algas y macrofitas acuáticas, o alóctonos, como los materiales vegetales degradados y la materia orgánica del suelo derivada de la vegetación presente en la zona de captación (Cohen, 2003; Bradley, 2015; Davies *et al.*, 2015). A continuación se describen los indicadores geoquímicos utilizados en esta tesis, clasificándolos en litogénicos (conservativos y sensibles al redox), autigénicos y orgánicos.

La composición química de la fracción detrítica (alóctona) está determinada por la mineralogía de las rocas en el área fuente, el régimen de meteorización y la reactividad de los productos de meteorización durante la erosión y el transporte (Sageman *et al.*, 2013; Rothwell y Croudace, 2015). El transporte del material degradado está directamente mediado

por la escorrentía y la actividad eólica. Entre los componentes elementales de la fracción detrítica, también denominados elementos litogénicos, destacan el zirconio (Zr), el aluminio (Al), el titanio (Ti) y el potasio (K). Otros elementos litogénicos importantes son el hierro (Fe), el calcio (Ca), el manganeso (Mn), el azufre (S), el estroncio (Sr), el rubidio (Rb), el vanadio (V) y el zinc (Zn), aunque también pueden estar asociados a la fracción autigénica o biogénica. Todos estos elementos son abundantes en la corteza continental superior de la Tierra y la mayoría conforman los principales elementos formadores de rocas (White, 2013). Durante el transporte de partículas, algunos de estos elementos (*e.g.*, Ti y Zr) se asocian con las fracciones de grano grueso como arenas, mientras que otros (*e.g.*, K y Rb) se asocian con fracciones más finas como las arcillas (Calvert y Pedersen, 2007; Kylander *et al.*, 2011). El vínculo entre el tamaño de grano y la geoquímica es específico de cada cuenca lacustre y las reconstrucciones se validan mediante la correlación con las mediciones del tamaño de grano en capas específicas del sedimento (Davies *et al.*, 2015).

A los elementos litogénicos que no presentan alteraciones por procesos diagenéticos ni participan de forma activa en procesos biológicos se les considera conservativos (*e.g.*, Ti y Zr), y su presencia en los sedimentos está necesariamente relacionada con entradas detríticas asociadas con procesos erosivos (Boës *et al.*, 2011; Davies *et al.*, 2015; Evans *et al.*, 2019). Otros elementos litogénicos como Fe, Mn, V, Zn y S son inestables y sensibles a las condiciones de óxido-reducción que tienen lugar después del depósito (Boyle, 2001; Davies *et al.*, 2015). Las concentraciones altas de S, V y Zn se pueden interpretar como indicios de condiciones reductoras, mientras que las condiciones oxigenadas se infieren de las concentraciones altas de Fe y Mn (Davison, 1993; Cohen, 2003; Tribovillard *et al.*, 2006; Calvert y Pedersen, 2007; Kasper *et al.*, 2013; Kern *et al.*, 2013; Davies *et al.*, 2015; Ding *et al.*, 2016; Vance *et al.*, 2016; Sondi *et al.*, 2017; Franco-Gaviria *et al.*, 2020; Olivares-Casillas *et al.*, 2021). Las condiciones de óxido-reducción pueden verse afectadas por una variedad de factores, incluidos los cambios en la profundidad del agua, la productividad biológica y el rápido depósito de sedimentos (Davies *et al.*, 2015).

También es posible identificar respuestas dentro del lago influenciadas por el ambiente a partir de las concentraciones de los elementos autigénicos. Los carbonatos (*e.g.*, CaCO₃) depositados en los registros sedimentarios lacustres se pueden identificar por las

concentraciones de Ca, Sr y el carbono inorgánico total (TIC, siglas en inglés) (Cohen, 2003; Gierlowski-Kordesch, 2010). Los carbonatos pueden tener un origen alogénico como autigénico (Kylander *et al.*, 2011; Evans *et al.*, 2019). En regiones kársticas, la meteorización y la erosión de rocas carbonatadas como la caliza y la dolomía contribuyen con detritos alóctonos a los cuerpos lacustres (Jones y Bowser, 1978). Por otro lado, la precipitación de carbonatos (origen autigénico) ocurre cuando los niveles del lago disminuyen y en consecuencia la concentración química de carbonatos alcanza el punto de saturación por evaporación (Davies *et al.*, 2015; Evans *et al.*, 2019; Duarte *et al.*, 2021). La precipitación de carbonatos también se asocia a procesos biológicos y a menudo ocurre en condiciones secas y/o de alta salinidad. En síntesis, la temperatura, las fluctuaciones en el nivel del agua, así como los restos de organismos calcificantes (*e.g.*, ostrácodos, gasterópodos) influyen en las concentraciones de Ca, Sr y TIC en los sedimentos (Jones y Bowser, 1978; Cohen, 2003; Davies *et al.*, 2015).

Los indicadores orgánicos están representados principalmente por las concentraciones de carbono (C) y nitrógeno (N), puesto que son los componentes básicos de la materia orgánica. La materia orgánica es una mezcla de compuestos orgánicos como lípidos, carbohidratos y proteínas, entre otros, producidos por la biota lacustre y terrestre (Meyers, 2003). Durante la sedimentación y los procesos diagenéticos, la materia orgánica puede descomponerse y remineralizarse, y su preservación depende de la disponibilidad de oxígeno, la temperatura del agua y la profundidad del lago (Wetzel y Likens, 2000). El contenido de carbono orgánico total (TOC, siglas en inglés) es un reflejo directo de la cantidad de materia orgánica en el sedimento debido a que aproximadamente 50% de ella es carbono (Meyers y Teranes, 2001; Last *et al.*, 2002). El nitrógeno total (TN, siglas en inglés) también refleja el aporte de materia orgánica, ya sea de procedencia terrestre por la actividad de microorganismos fijadores de N₂ en el suelo, o de origen lacustre, derivada de organismos con alto contenido proteico como las algas (Talbot, 2001; Cohen, 2003; Meyers, 2003). Las firmas isotópicas del $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ y del $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$, junto con la relación C/N (calculada a partir de TOC y TN), se utilizan ampliamente como indicadores para describir la procedencia de fracciones orgánicas y la contribución relativa de las plantas vasculares (como las plantas terrestres y las macrofitas) frente a las plantas no vasculares (como el fitoplancton) a la

materia orgánica en el sedimento (Meyers y Lallier-Vergès, 1999; Meyers y Teranes, 2001; Meyers, 2003).

Finalmente, existen diferentes indicadores geoquímicos que permiten evaluar la influencia antropogénica en los sedimentos lacustres. Este es el caso de elementos traza potencialmente tóxicos como As, Cd, Cr, Cu, Hg, Zn (Gałuszka *et al.*, 2014). El K también se ha utilizado como un indicador del impacto humano puesto que este elemento se encuentra en concentraciones relativamente altas en el humo provocado por la quema de la biomasa (Pompeani *et al.*, 2019). La influencia antropogénica también influye en el ciclo del nitrógeno, alterando los valores de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$. La modernización de la agricultura, la industrialización y la urbanización liberan nitrógeno en sus diferentes formas tanto a la atmosfera como a las aguas superficiales y subterráneas, que posteriormente entran en los lagos, produciendo aumentos de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ en los sedimentos (Meyers y Teranes, 2001; Talbot, 2001; O'Sullivan, 2003).

2.2. Polen

Los granos de polen son estructuras microscópicas (5 a 250 μm) que representan el microgametofito de las angiospermas y las gimnospermas, y que durante la reproducción sexual aportan el material genético masculino (Wodehouse, 1935; Kapp, 1969; Erdtman, 1986). Los granos de polen se desarrollan a partir de procesos meióticos en los microsporangios (o también denominados sacos polínicos), los cuales se localizan dentro de las anteras de las flores en las angiospermas o en las escamas políniferas de los estróbilos masculinos en las gimnospermas (Blackmore y Knox, 1990). Durante la antesis, los granos de polen son liberados de las anteras y las escamas políniferas, transportándose por medio de diferentes vectores (*e.g.*, viento, agua, animales) con la esperanza de polinizar y fecundar los órganos reproductores femeninos de otras plantas de la misma especie. Sin embargo, gran parte del polen no cumple con su función reproductiva, continuando con su dispersión a través del espacio físico (*e.g.*, atmósfera o hidrósfera) para posteriormente precipitarse y depositarse en diferentes ambientes, entre ellos los lagos (Bennett y Willis, 2001; Chevalier *et al.*, 2020). Cuando el polen ingresa a los lagos, se incorpora a la dinámica sedimentaria junto con las otras partículas. El tiempo que las partículas toman entre su ingreso al cuerpo

de agua y su integración en el paquete sedimentario depende de características particulares del lago. En muchos casos, se pueden producir mezclas tanto en la atmósfera como en la interfaz agua-sedimento previas al depósito que resultan en promedios temporales de la señal sedimentaria (Davis y Brubaker, 1973; Jacobson y Bradshaw, 1981). Así, el polen que se deposita en el cuerpo lacustre consiste en una mezcla que contiene polen producido en diferentes sitios e inclusive de varias temporadas (Chevalier *et al.*, 2020). Finalmente, al ensamble palinológico presente en la superficie sedimentaria se le conoce como espectro de polen y, como ya se explicó, representa la vegetación de diversas fuentes espaciales y temporales.

El análisis de los espectros de polen es uno de los métodos clave para la reconstrucción de la vegetación y de su entorno, tanto pasados como actuales (Birks y Gordon, 1985; Seppä, 2013). Los espectros de polen se definen como la composición y la estructura de un conjunto de polen que se puede encontrar en un lugar determinado de forma natural. A continuación, se mencionan algunas características de los granos de polen que permiten el análisis de sus espectros:

1) Los granos de polen son producidos en grandes cantidades.

2) Debido a su pequeño tamaño, los granos de polen pueden ser transportados a largas distancias, lo que implica que en los sedimentos lacustres se pueden encontrar representantes polínicos tanto de la vegetación local como regional (Jacobson y Bradshaw, 1981).

3) La pared exterior de los granos de polen denominada exina, está constituida principalmente de esporopolenina, un polímero complejo (éster b-carotenoide) resistente a la degradación química y física, pero vulnerable a la oxidación. Por esta razón, los granos de polen se conservan bien en entornos anaeróbicos, tales como el fondo de los lagos (Jacobson y Bradshaw, 1981; Faegri y Iversen, 1989; Colinvaux *et al.*, 1999).

4) Las características morfológicas distintivas de la exina (*e.g.*, aberturas, estructura y ornamentación) permiten la asignación taxonómica del polen a su planta de origen, a veces a nivel de especie, pero más comúnmente a nivel de género o familia (Faegri y Iversen, 1989).

En conjunto, esta especificidad taxonómica ofrece una aproximación de la vegetación de la cual se originaron (Bennett y Willis, 2001; Lozano-García *et al.*, 2017).

5) La representatividad de los diferentes taxones en los espectros de polen es heterogénea, lo que significa que algunos estén sobrerrepresentados y otros subrepresentados o ausentes. Esta representatividad depende de la producción, dispersión y conservación diferencial del polen, así como de la distribución espacial de la vegetación alrededor del sitio de muestreo (Hicks, 2001; Jackson y Williams, 2004; Chevalier *et al.*, 2020). Los taxones anemófilos dependen del viento para dispersar su polen y comúnmente producen grandes cantidades de polen, por lo que con frecuencia están sobrerrepresentados en los espectros de polen. Por su parte, los taxones con síndromes de polinización zoófilo o entomófilo (dispersión por animales-insectos) producen poco polen y en consecuencia generalmente están subrepresentados (Bush y Rivera, 1998; Julier *et al.*, 2018; Chevalier *et al.*, 2020).

6) La extensión temporal de una muestra de polen depende de la tasa de sedimentación del lago, mientras que la extensión espacial depende del tamaño de la cuenca hidrográfica del lago. Cuanto mayor es el lago, mayor es la cantidad de polen aportado desde la atmósfera, lo que a su vez aumenta el área del paisaje que refleja (Gosling *et al.*, 2003; Jackson y Williams, 2004; Seppä *et al.*, 2004; Chevalier *et al.*, 2020).

3. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS

La reconstrucción ambiental y ecológica basada en sedimentos lacustres ha sido una herramienta útil para entender la evolución y el funcionamiento del sistema terrestre en diferentes escalas espaciales y temporales (Von Post, 1933, 1946; Birks y Birks, 1980; Delcourt y Delcourt, 1991; Cohen, 2003; Bradley, 2015). Las disciplinas que utilizan los sedimentos lacustres como insumo básico para el estudio de los ecosistemas y el clima a través del tiempo descansan sobre el supuesto básico de que existe una relación intrínseca entre los atributos de los sistemas de estudio y la composición y el contenido de los sedimentos (Birks y Gordon, 1985). El establecimiento de relaciones cuantitativas y sistemáticas entre los indicadores sedimentarios y las variables ambientales y ecológicas han sido objeto de desarrollo únicamente durante las últimas décadas (Birks y Gordon, 1985; Overpeck *et al.*, 1985; Huntley y Prentice, 1988). Además, en su mayoría estos esfuerzos han resultado de interés para áreas de estudio relativamente limitadas (*e.g.*, Bush *et al.*, 2004; Groot *et al.*, 2011; Franco-Gaviria *et al.*, 2020), o bien se han concentrado en variables ambientales e indicadores sedimentarios específicos (*e.g.*, Correa-Metrio *et al.*, 2012; Correa-Metrio *et al.*, 2013; Castro-López *et al.*, 2020). Por estas razones, la intención de este trabajo fue abordar de manera amplia las relaciones existentes entre diversos indicadores sedimentarios modernos y las variables ambientales actuales potencialmente representadas por ellos en un área geográfica amplia. Específicamente, se pretendió resolver de manera cuantitativa la siguiente pregunta: ¿cuál ha sido la influencia relativa de los factores ambientales físico-bióticos sobre la composición geoquímica y los espectros de polen contenidos en los sedimentos modernos de Mesoamérica?

3.1. Hipótesis: Los procesos sedimentarios que operan en los lagos están definidos por las características de su cuenca de captación circundante, incluido el clima, la topografía, la cobertura vegetal, la geología y el impacto humano (Last y Smol, 2001a; Gilbert, 2003; Benito *et al.*, 2018). *Por lo tanto, los productos depositados en sus sedimentos están relacionados con entornos o variables ambientales particulares que influyen en su formación y sedimentación* (Wetzel, 2001; Gilbert, 2003; Birks y Birks, 2006; Rull, 2020). Así, este trabajo de investigación parte de la hipótesis de que es posible determinar de manera cuantitativa la contribución relativa de la vegetación, la geología regional, el clima, el impacto humano y la topografía sobre la composición geoquímica y palinológica de los sedimentos lacustres.

4. OBJETIVOS

Objetivo general

Cuantificar la influencia relativa del ambiente sobre la composición geoquímica y de los espectros palinológicos en sedimentos modernos de Mesoamérica.

Objetivos particulares

- ❖ Analizar y resumir la variabilidad de la composición geoquímica y polínica de Mesoamérica por medio del uso de ordenaciones multivariadas.
- ❖ Analizar y resumir el espacio climático de la zona de estudio con base en funciones empíricas ortogonales.
- ❖ Definir el sistema biótico en términos del vigor de la vegetación utilizando el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI) y el impacto humano (HII).
- ❖ Caracterizar el entorno geomorfológico de las localidades representadas en el muestreo a partir de variables topográficas, geológicas y geográficas.
- ❖ Evaluar las relaciones entre los atributos ambientales y la composición geoquímica y polínica de los sedimentos modernos del área de estudio.

5. ÁREA DE ESTUDIO

Mesoamérica es una región geográfica definida culturalmente que está ubicada entre las latitudes 10° y 22° N del continente americano. Esta región abarca la mitad meridional de México, los territorios de Guatemala, Belice y El Salvador, así como el occidente de Honduras, Nicaragua y la porción norte de Costa Rica (Kirchhoff, 1960; Creamer, 1987). Sin embargo, en esta tesis se usa el término Mesoamérica para hacer referencia a esta región, sin consideraciones de carácter cultural. En este contexto, la región comprendida en este estudio abarca el territorio delimitado por las latitudes 13° y 22° N y las longitudes 87° a 102° O (Fig. 1). En terminos geográficos, esta región está delimitada al norte por el borde septentrional del Eje Neovolcánico y por las costas del golfo de México, al oeste y al sur, por las costas del océano Pacífico, y al este, por el mar Caribe. A continuación, se describen algunos aspectos generales de la región.

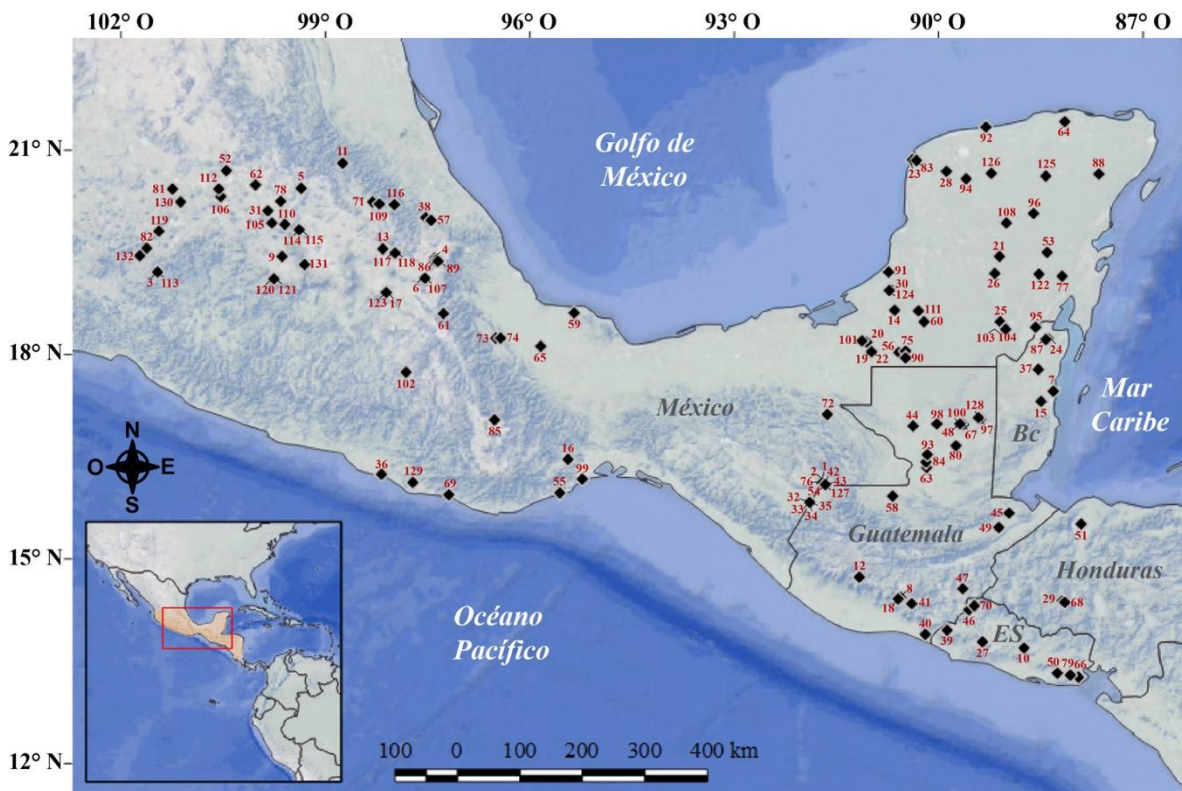


Figura 1. Región de estudio. Los rombos negros representan la ubicación de las localidades incluidas en este estudio. ES: El salvador; Bc: Belice. En el Apéndice 1 se presenta el nombre de cada cuerpo lacustre y sus coordenadas geográficas.

5.1. Geomorfología

La región de estudio se encuentra bajo la influencia de cinco placas tectónicas, cuatro oceánicas (Pacífico, Rivera, Cocos y Caribe) y una continental (Norteamericana), las cuales se encuentran en constante interacción (Morán-Zenteno, 1994; Zamorano-Orozco *et al.*, 2016). Dicha interacción ha resultado en la formación de una fosa activa denominada Trinchera Mesoamericana, la cual juega un papel importante en el tectonismo del área de estudio (Lugo-Hubp, 1990). Durante el Cenozoico, la actividad tectónica y los procesos endógenos (*e.g.*, magmatismo, vulcanismo, fallas activas, deformaciones estructurales y estrés sísmico) y exógenos (*e.g.*, meteorización, erosión y acumulación) han resultado en el relieve heterogéneo actual de la región (Lugo-Hubp, 1990; Palacio-Prieto y Vázquez-Selem, 2016; Zamorano-Orozco *et al.*, 2016).

En términos geomorfológicos, en la región de estudio las principales formas del relieve son los sistemas montañosos, las planicies costeras y las depresiones intermontanas (Fig. 2) (Lugo-Hubp y Córdova, 1992).



Figura 2. Topografía de la región de estudio (modificado de INEGI, 1981). Los triángulos negros representan la ubicación de cada sitio de estudio.

Los sistemas montañosos principales en el área de estudio son el Cinturón Volcánico Mexicano, la Sierra Madre del Sur, las Montañas de Chiapas y Guatemala y la Cordillera Centroamericana (Lugo-Hubp, 1990; Zamorano-Orozco *et al.*, 2016). Aproximadamente el 37% del área de estudio está ocupado por estos sistemas montañosos, los cuales están caracterizados por elevaciones superiores a los 1,000 m s.n.m. Las elevaciones máximas que sobrepasan los 4,000 m s.n.m. se encuentran en los volcanes Pico de Orizaba (5,640 m), Popocatepetl (5,450 m), Iztaccíhuatl (5,220 m), Nevado de Toluca (4,690 m), La Malinche (4,440 m), Nevado de Colima (4,280 m), Tajumulco (4,220 m), Tacaná (4,150 m), Tláloc (4,150 m) y Cofre de Perote (4,090 m) (McKay, 2008; Palacio-Prieto y Vázquez-Selem, 2016).

Dentro de la categoría geomorfológica de planicies (de acuerdo con Lugo-Hubp y Córdova, 1992), en el área de estudio se distinguen la Llanura Costera del Golfo de México, la Llanura Costera del Pacífico, y la Península de Yucatán. La Península de Yucatán es una extensa plataforma carbonatada caracterizada por un relieve plano y algunos lomeríos con un importante desarrollo kárstico (Lugo-Hubp y Córdova, 1992). Las elevaciones máximas no exceden de 300 m s.n.m. y el drenaje superficial es limitado debido a la permeabilidad de las rocas carbonatadas, por lo que la circulación es principalmente subterránea (Lugo-Hubp *et al.*, 1992; Zamorano-Orozco *et al.*, 2016). La Llanura Costera del Golfo de México está constituida topográficamente por lomeríos y planicies deltaicas con extensas zonas inundables (Lugo-Hubp y Córdova, 1992; Palacio-Prieto y Vázquez-Selem, 2016). La Llanura Costera del Pacífico es una planicie costera angosta que desaparece gradualmente hacia el sureste (Zamorano-Orozco *et al.*, 2016).

La Depresión Intermontana del Balsas es una amplia región de tierras bajas delimitada por la Sierra Madre del Sur y por las laderas del Cinturón Volcánico Mexicano (Lugo-Hubp y Córdova, 1992). Se orienta de este a oeste y su porción más baja desciende hasta los 400 m s.n.m. (Zamorano-Orozco *et al.*, 2016). Está considerada como una fosa tectónica compleja puesto que se ubica en una zona muy dinámica de estrés tectónico (Zamorano-Orozco *et al.*, 2016).

5.2. Geología

En la región de estudio, los tipos de rocas con mayor exposición se corresponden con unidades ígneas (plutónicas y volcánicas) y sedimentarias, y en menor medida, con unidades metamórficas (Fig. 3), originadas desde el Proterozoico hasta el Cenozoico (Morán-Zenteno, 1994; McKay, 2008; Hartmann y Moosdorf, 2012).

Las rocas ígneas volcánicas del Cenozoico (*e.g.*, riolitas, dacitas, andesitas, basaltos) predominan en la parte centro-occidental y en la porción sureste del área de estudio, donde forman las provincias magmáticas del Cinturón Volcánico Mexicano (Cenozoico) y de la Sierra Madre del Sur (Mesozoico), así como de la Cordillera Centroamericana (Cenozoico), respectivamente (Morán-Zenteno, 1994; McKay, 2008; Hartmann y Moosdorf, 2012). Las rocas vulcanosedimentarias (*e.g.*, piroclastos, tobas, brechas volcánicas) depositadas durante el Mesozoico-Cenozoico predominan en la porción oriental del Cinturón Volcánico Mexicano, en el centro de Oaxaca y Veracruz, y en Honduras (Morán-Zenteno, 1994; Ferrari *et al.*, 2007; Hartmann y Moosdorf, 2012). Un conjunto importante de rocas ígneas plutónicas (*e.g.*, granitos, dioritas) de edad paleozoica ubicadas en el sur de Chiapas y el sureste de Guatemala constituyen los depósitos más antiguos de rocas ígneas en el área de estudio (Morán-Zenteno, 1994; McKay, 2008). Los conjuntos ígneos están relacionados con la existencia de un margen activo con subducción de placas oceánicas a partir del Paleozoico (Ferrari *et al.*, 2007).

Las rocas sedimentarias de origen marino y edad cenozoica son las mejor representadas en el área de estudio. Las rocas carbonatadas (*e.g.*, calizas, dolomías) se extienden a través de la Península de Yucatán, el noroeste de Chiapas y la porción septentrional de Guatemala (Morán-Zenteno, 1994; Ferrari *et al.*, 2007; Hartmann y Moosdorf, 2012). Los sedimentos no consolidados, como los depósitos aluviales o las arenas de dunas y playas, se encuentran en su mayoría a lo largo de las costas del Pacífico y del golfo de México, mientras que los afloramientos de rocas siliciclásticas (*e.g.*, lutitas, areniscas, conglomerados) se concentran principalmente en la parte interna del continente a lo largo de la vertiente del Golfo de México (Morán-Zenteno, 1994; Hartmann y Moosdorf, 2012).

Las rocas metamórficas (*e.g.*, esquistos, gneises, filitas) son comunes en la Sierra Madre del Sur, especialmente en Guerrero, Oaxaca y Chiapas, así como en el margen septentrional de la Cordillera Centroamericana (Morán-Zenteno, 1994; Ferrari *et al.*, 2007; Hartmann y Moosdorf, 2012). Estas rocas abarcan edades desde el Proterozoico hasta el Cenozoico (Morán-Zenteno, 1994; McKay, 2008). Los afloramientos más extensos de rocas metamórficas paleozoicas se encuentran en Guerrero y Oaxaca, representando el denominado Complejo Acatlán, el cual se considera un producto de una gran colisión continental entre Gondwana y Laurasia (Ferrari *et al.*, 2007).

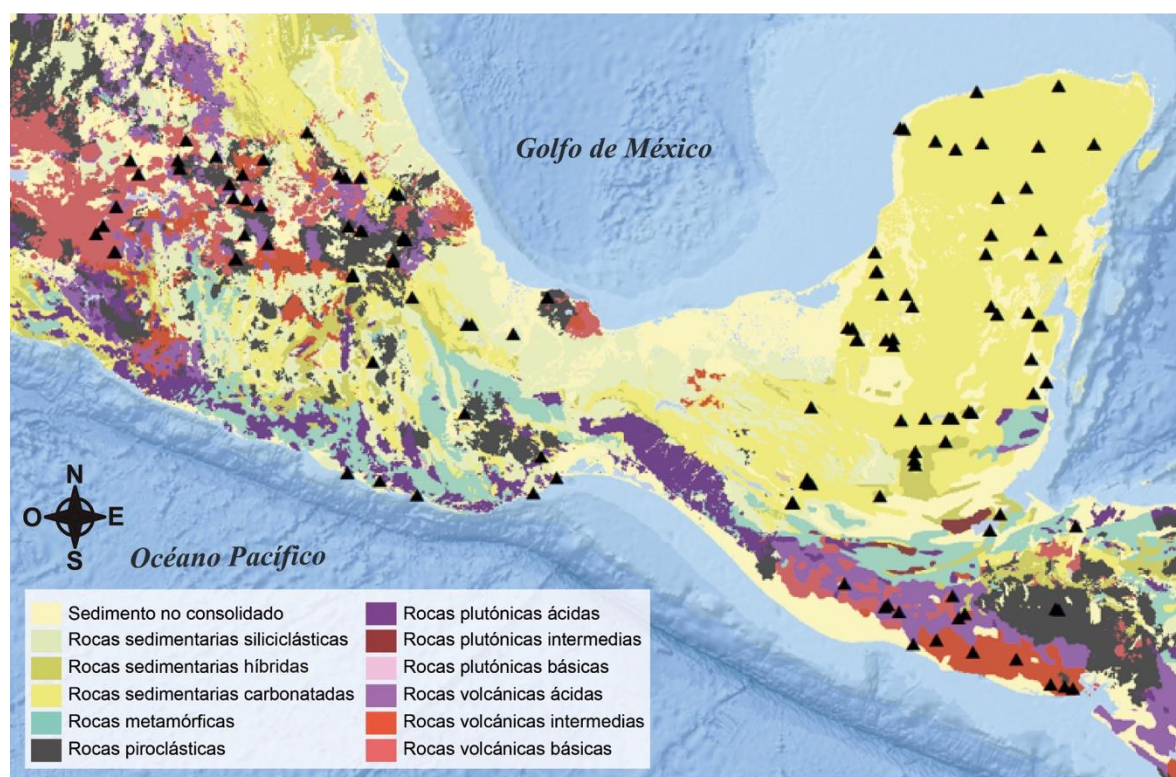


Figura 3. Litología superficial de la región de estudio (modificado de Hartmann y Moosdorf, 2012). Los triángulos negros representan la ubicación de cada sitio de estudio.

5.3. Clima

Debido a su ubicación geográfica y a su compleja topografía, incluyendo su enorme amplitud altitudinal, la región de estudio presenta una gran variedad de climas. Otros factores que influyen en esta variabilidad de climas son: su gran extensión en latitud, la presencia de tres grandes masas marinas (océano Pacífico, golfo de México y mar Caribe) y la influencia de diferentes sistemas de vientos (Vidal-Zepeda, 2005; Caetano y Vázquez, 2016). De esta

manera, las variaciones del clima pueden ser de muy secos a muy húmedos y de muy cálidos a muy fríos (Caetano y Vázquez, 2016).

De acuerdo con el sistema de clasificación climática de Köppen-Geiger, modificada por Beck *et al.* (2018), los climas en la región de estudio se corresponden con los tipos A (cálidos húmedos y subhúmedos), B (cálidos secos y semisecos), C (templados húmedos y subhúmedos) y E (fríos o polares) (Fig. 4).

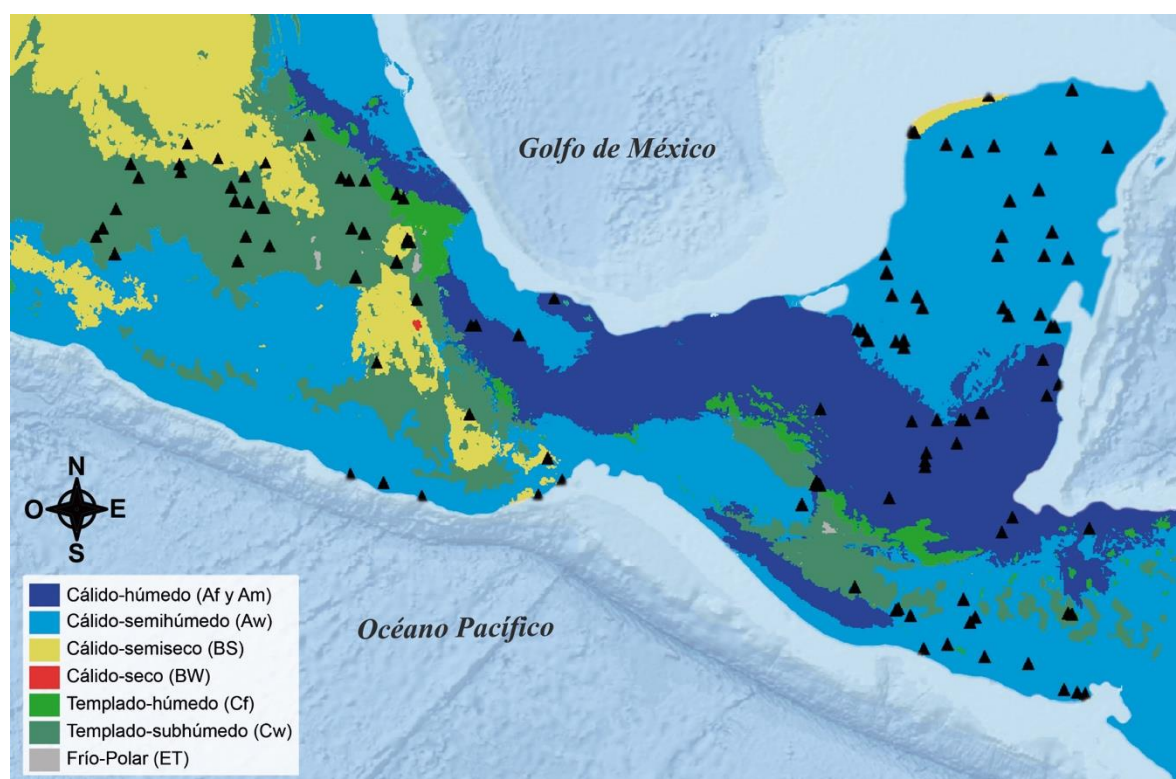


Figura 4. Tipos climáticos presentes en el área de estudio (modificado de Beck *et al.*, 2018). Los triángulos negros representan la ubicación de cada sitio de estudio.

Las temperaturas medias anuales varían entre 2 °C, como en la cima del Pico de Orizaba, y 28 °C, como en la Depresión del Balsas y en algunas partes de la costa del Pacífico (Hijmans *et al.*, 2005). La distribución de la temperatura está definida por la altitud con un descenso de 0.48 °C por cada 100 metros de elevación (Hijmans *et al.*, 2005; Caetano y Vázquez, 2016; Fick y Hijmans, 2017). La continentalidad también influye sobre la temperatura, disminuyendo esta hacia las zonas alejadas del efecto termorregulador del mar (Vidal-Zepeda y Hernández-Cerda, 2007; Caetano y Vázquez, 2016).

La marcha anual de la temperatura varía de manera estacional con las épocas de temperaturas mínimas y máximas, coincidiendo con el invierno y el verano boreales, respectivamente (Hijmans *et al.*, 2005). Durante el verano boreal, la influencia del aire tropical en el área de estudio produce un aumento en la humedad atmosférica y en la temperatura (Vidal-Zepeda y Hernández-Cerda, 2007; Caetano y Vázquez, 2016). Por otro lado, durante el invierno boreal, la entrada de los ciclones extratropicales genera advección de aire frío desde las latitudes medias hacia la región mesoamericana, generando un descenso importante en la temperatura regional (Caetano y Vázquez, 2016). Este proceso es menos evidente en la vertiente del Pacífico puesto que la configuración y distribución de los macizos montañosos (Sierra Madre Oriental, Cinturón Volcánico Transversal y Sierra Madre del Sur) constituyen una barrera para las masas de aire frío que incursionan desde el norte (Rzedowski, 2006; Caetano y Vázquez, 2016).

La precipitación media anual varía entre 300 y 5,300 mm (Hijmans *et al.*, 2005). La zona más húmeda abarca las pendientes montañosas inclinadas en dirección al golfo de México, las cuales están expuestas a los vientos alisios y a los ciclones tropicales (Hijmans *et al.*, 2005; Vidal-Zepeda y Hernández-Cerda, 2007). Dichos vientos, cálidos y cargados de humedad, al encontrarse con las laderas de la Sierra Madre Oriental (a barlovento), ascienden y se enfrían adiabáticamente produciendo así lluvias orográficas. Al contrario, a sotavento, los vientos sin humedad que descienden por la vertiente opuesta se calientan creando condiciones más secas al interior del área de estudio (Vidal-Zepeda y Hernández-Cerda, 2007; McKay, 2008). Por otra parte, la influencia de los vientos alisios actúa de manera diferencial sobre las vertientes del Pacífico y del golfo de México, siendo esta última más húmeda, con excepción de la porción sur de la Sierra Madre de Chiapas ubicada en la vertiente del Pacífico la cual recibe copiosas precipitaciones (Rzedowski, 2006; Vidal-Zepeda y Hernández-Cerda, 2007).

El patrón estacional de la precipitación está relacionado con la dinámica de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ, siglas en inglés) y con el cuerpo de agua cálida del Atlántico (AWP, siglas en inglés) (Wang *et al.*, 2006; Schneider *et al.*, 2014). La ITCZ es una banda circumglobal de baja presión atmosférica que migra de acuerdo con la variabilidad intraanual de la insolación a través del gradiente latitudinal (Waliser y Gautier, 1993;

Schneider *et al.*, 2014). Durante el verano boreal, a medida que la ITZC migra hacia el norte, los vientos alisios traen humedad a la región (Metcalf, 1987; Caetano y Vázquez, 2016). Por su parte, el AWP es una masa de agua cálida superficial que cubre el golfo de México y el mar Caribe, la cual presenta una temperatura mayor a 28.5 °C (Wang y Lee, 2007). La variabilidad de la precipitación en el hemisferio occidental está relacionada con el tamaño o extensión que presente la AWP (Wang *et al.*, 2006). Durante los meses de agosto a octubre, las grandes extensiones de la AWP influyen en la contribución de humedad y se asocian con aumentos en la precipitación. En septiembre, cuando el AWP alcanza su máxima extensión, se produce un aumento en la actividad de los huracanes en el Atlántico, aumentando las precipitaciones sobre Mesoamérica (Wang *et al.*, 2006; Wang y Lee, 2007). Durante el invierno boreal, la migración meridional de la ITCZ se asocia con condiciones de menor humedad en la mayor parte del área de estudio (Metcalf, 1987; Schneider *et al.*, 2014). Además, durante el invierno boreal, los frentes fríos, también denominados “nortes” provocan disminuciones sustanciales de temperatura y lluvias invernales, principalmente en la vertiente del Golfo de México y la Península de Yucatán (Metcalf, 1987; Magaña *et al.*, 2003).

5.4. Vegetación

La heterogeneidad ambiental producto de las variaciones en el clima, la topografía y el suelo, junto con diversos regímenes de perturbación antrópica, ha resultado en una gran variabilidad en la cobertura vegetal a lo largo del área de estudio (González-Medrano, 2004; Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Se pueden reconocer diferentes tipos de vegetación con base en sus aspectos fisionómicos y estructurales (González-Medrano, 2004; Rzedowski, 2006). La síntesis realizada por Challenger y Soberón (2008) agrupa a las comunidades vegetales presentes en el área de estudio en siete grandes tipos de vegetación: bosque templado, bosque mesófilo de montaña, bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo, pastizal y humedal (Fig. 5). Las unidades reconocidas incluyen tanto la vegetación zonal como la azonal, es decir, aquellas que están respondiendo a la influencia directa del clima y aquellas en que la influencia sobre la comunidad está dada por características como la cantidad y calidad de agua, el sustrato geológico o variantes edáficas (González-Medrano, 2004; Challenger y Soberón, 2008). A continuación, se hace una breve descripción de cada tipo de vegetación.

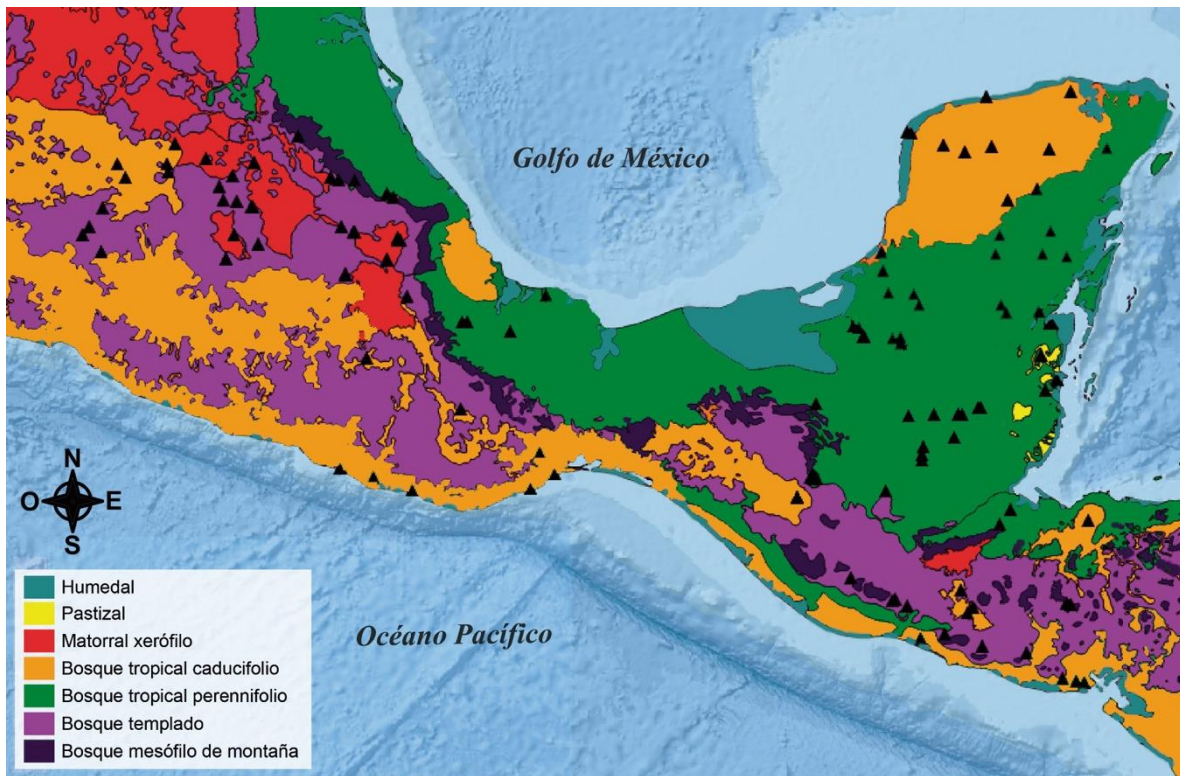


Figura 5. Tipos de vegetación presentes en la región de estudio (de acuerdo con Challenger y Soberón, 2008 y modificado de Olson *et al.*, 2001) Los triángulos negros representan la ubicación de cada sitio de estudio.

Los bosques templados (*sensu* Challenger y Soberón, 2008) incluyen a los bosques de coníferas, los bosques de encino y los bosques mixtos (Rzedowski, 2006; Villaseñor y Ortiz, 2014). Los primeros corresponden a comunidades vegetales dominadas por una o pocas especies de pino (género *Pinus*) y otras especies emparentadas (*e.g.*, *Abies*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Cupressus*, *Juniperus*). Los bosques de encino son comunidades cuyo dosel está principalmente conformado por especies del género *Quercus*, mientras que los bosques mixtos se refieren a bosques mezclados de pino-encino (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). La distribución de estos bosques se concentra principalmente en regiones montañosas de clima templado-subhúmedo, entre 1,200 y ,3000 metros de altitud, aunque algunos de ellos llegan hasta alrededor de 4,000 m. En menor medida, estos bosques se desarrollan en condiciones templado-húmedas o en zonas de transición con vegetación de zonas cálido-secas y cálido-subhúmedas (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Son comunidades que varían desde caducifolios a totalmente perennifolias, con alturas del dosel que varían entre 2 y 30 m,

alcanzando en ocasiones hasta 50 m (Rzedowski, 2006; Villaseñor y Ortiz, 2014; Meave *et al.*, 2016). Mientras que el dosel de estos bosques lo conforman una o pocas especies, el sotobosque suele ser más diverso e inclusive las epífitas y las lianas son más abundantes, principalmente en los bosques de encino (Rzedowski, 2006; Meave *et al.*, 2016). Las familias mejor representativas en los bosques templados, además de Pinaceae y Fagaceae, son Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Solanaceae y Rosaceae (Encina-Domínguez *et al.*, 2009; Aragón-Piña *et al.*, 2010; Zacarías-Eslava *et al.*, 2011; Block y Meave, 2015).

El bosque mesófilo de montaña engloba un conjunto de comunidades vegetales que difieren florística y estructuralmente entre sí, pero que comparten ambientes templados y húmedos asociados con regiones montañosas (Meave *et al.*, 1992; Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). El bosque mesófilo de montaña se distribuye de manera discontinua, en forma de “islas” separadas, tanto en términos de distancia, como de altitud (Challenger y Soberón, 2008). Altitudinalmente se sitúan entre los 800 y los 2200 m s.n.m., desarrollándose en el barlovento de los macizos montañosos, donde las neblinas son frecuentes y la humedad atmosférica es alta, así como en laderas con pendientes pronunciadas y en cañadas húmedas y sombreadas (Catalán-Heverástico *et al.*, 2003; Challenger y Soberón, 2008). Son comunidades que incluyen tanto especies perennifolias como caducifolias, con alturas del dosel que varían entre 15 y 30 m, aunque existen árboles como *Ulmus mexicana* que pueden alcanzar alturas de más de 70 m (Rzedowski, 2006; Meave *et al.*, 2016). Generalmente, el dosel de estos bosques está dominado por especies caducifolias de origen neártico (*e.g.*, *Carpinus caroliniana*, *Liquidambar macrophylla*, *Ulmus mexicana*, *Nyssa sylvatica* y *Fagus mexicana*), mientras que en el sotobosque predominan taxones perennifolios de origen neotropical (*e.g.*, arbustos de las familias Acanthaceae, Rubiaceae, Solanaceae y Ericaceae), así como helechos arborescentes y un número importante de piperáceas, bromelias y orquídeas (Challenger, 2003; Challenger y Soberón, 2008; López-Esquivel, 2021). Por esta razón, los bosques mesófilos de montaña representan un tipo de vegetación intermedio entre las comunidades tropicales y templadas (Sánchez-Rodríguez *et al.*, 2003; Mejía-Domínguez *et al.*, 2004; Meave *et al.*, 2016). Algunos géneros característicos de este tipo de vegetación son *Abies*, *Alfaroa*, *Alnus*, *Brunellia*, *Carpinus*, *Carya*, *Clethra*, *Cornus*, *Crataegus*, *Cyathea*, *Dalbergia*, *Dendropanax*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Hedyosmum*, *Ilex*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Magnolia*, *Meliosma*, *Myrica*, *Nyssa*,

Oreomunnea, Oreopanax, Ostrya, Parathesis, Pinus, Persea, Podocarpus, Prunus, Quercus, Salix, Sambucus, Styrax, Symplocos, Ternstroemia, Tilia, Weinmannia y *Zinowiewia* (Vargas-Ulate, 1997; Ruiz-Jiménez *et al.*, 1999; Catalán-Heverástico *et al.*, 2003; Mejía-Domínguez *et al.*, 2004; Rzedowski, 2006; García-Franco *et al.*, 2008; López-Pérez *et al.*, 2011; Meave *et al.*, 2017; Vargas-Rueda *et al.*, 2021).

El bosque tropical perennifolio es el tipo de vegetación más desarrollado, exuberante y diverso de la región (Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Se desarrolla desde el nivel del mar hasta los 1,000 m s.n.m., en regiones de clima cálido-húmedo, y en menor medida, en climas cálido-subhúmedos (Rzedowski, 2006; Villaseñor y Ortiz, 2014). El dosel de estos bosques suele ser bastante denso y está conformado por diferentes especies arbóreas, donde más del 75% son perennifolias (González-Medrano, 2004; Challenger y Soberón, 2008). La altura del dosel de estas comunidades vegetales es de más de 25 m, con algunas especies que pueden alcanzar hasta los 75 m (*e.g.*, *Guatteria anomala*, *Swietenia macrophylla* y *Terminalia amazonia*). Esto se traduce en una estructura vertical compleja (Popma *et al.*, 1988), donde se desarrollan un gran número de lianas y epifitas (Rzedowski, 2006; Meave *et al.*, 2016). En regiones un poco más secas, el dosel de estos bosques no excede de 25 m de alto y además casi una cuarta parte de sus elementos arbóreos pierde su follaje durante la temporada seca. A pesar de este comportamiento fenológico, el bosque tropical perennifolio nunca pierde su verdor (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). El sotobosque suele ser más abierto, oscuro y poco denso, donde es común la presencia de palmas y helechos (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Las familias mejor representadas en este tipo de vegetación son Annonaceae, Arecaceae, Bromeliaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Malvaceae, Melastomataceae, Moraceae, Orchidaceae, Rubiaceae y Sapotaceae, mientras que las asteráceas son raras; algunos géneros característicos de esta comunidad son *Alchornea*, *Brosimum*, *Bursera*, *Cassia*, *Cecropia*, *Ceiba*, *Celtis*, *Chamaedorea*, *Cojoba*, *Dendropanax*, *Dialium*, *Eugenia*, *Ficus*, *Guarea*, *Guatteria*, *Heliocarpus*, *Lonchocarpus*, *Manilkara*, *Miconia*, *Nectandra*, *Paullinia*, *Pouteria*, *Protium*, *Sebastiania*, *Spondias*, *Sterculia*, *Sweetia*, *Swietenia*, *Tabebuia*, *Terminalia*, *Thevetia*, *Theobroma*, *Trema*, *Trichilia*, *Ulmus* y *Vochysia* (Bongers *et al.*, 1988; Vargas-Ulate, 1997; Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002; Ibarra-

Manríquez y Cornejo-Tenorio, 2010; Vázquez-Negrín *et al.*, 2011; Durán-Fernández *et al.*, 2018; Arasa-Gisbert *et al.*, 2021).

Los bosques tropicales caducifolios (*sensu* Challenger y Soberón, 2008) incluyen también a los bosques espinosos y a los tropicales subcaducifolios de la clasificación de Rzedowski (2006). Estos bosques son propios de regiones donde existe una estación seca bien definida, que por lo general dura entre seis y ocho meses (Trejo y Dirzo, 2002; Rzedowski, 2006; Pérez-García *et al.*, 2012; Meave *et al.*, 2016). Los climas donde se desarrolla este tipo de vegetación son el cálido-subhúmedo, cálido-semiseco, y en menor medida, el clima templado-subhúmedo, en elevaciones que oscilan entre 0 y 2,200 m s.n.m. (Rzedowski, 2006; Meave *et al.*, 2012; Pérez-García *et al.*, 2012). El dosel de estos bosques es relativamente bajo (4 a 15 m, con excepción de los bosques subcaducifolios que alcanzan alturas de hasta 40 m), con copas generalmente poco densas y muy abiertas (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008). Un aspecto particular de este tipo de vegetación es la pérdida del follaje durante la época seca en más del 75% sus especies arbóreas, aunque en el caso de los bosques subcaducifolios, la pérdida de hojas ocurre entre el 50 y 75% de sus especies (González-Medrano, 2004; Rzedowski, 2006). Gran parte de las especies son espinosas y el tamaño de sus hojas o foliolos por lo general suelen ser pequeños (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Las cactáceas columnares integran un aspecto fisonómico importante a estos bosques, mientras que las trepadoras y las epífitas son escasas, exceptuando las bromelias del género *Tillandsia*, que en ocasiones pueden cubrir densamente las ramas de varios árboles (Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Las familias más representativas de este tipo de vegetación son Anacardiaceae, Amaranthaceae, Apocynaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Burseraceae, Cactaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malpighiaceae, Polygonaceae, Rubiaceae, Rutaceae y Verbenaceae; algunos géneros característicos de esta comunidad son *Acacia*, *Bucida*, *Bursera*, *Caesalpinia*, *Capparis*, *Cedrella*, *Ceiba*, *Celtis*, *Cordia*, *Croton*, *Diospyros*, *Enterolobium*, *Fouquieria*, *Gymnanthes*, *Gymnopodium*, *Haematoxylon*, *Hintonia*, *Ipomoea*, *Jatropha*, *Karwinskia*, *Leucaena*, *Lonchocarpus*, *Lippia*, *Lysiloma*, *Malpighia*, *Mimosa*, *Myrtillocactus*, *Pachycereus*, *Parkinsonia*, *Piscidia*, *Pithecellobium*, *Prosopis*, *Plumeria*, *Pseudosmodium*, *Senna*, *Stenocereus*, *Thouinia*, *Zanthoxylum*, *Ziziphus* y *Vitex* (Vargas-Ulate, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Ceccon *et al.*, 2002; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005;

Durán *et al.*, 2006; Rzedowski, 2006; Zamora-Crescencio *et al.*, 2008; Pérez-García *et al.*, 2010; Hernández-Ramírez y García-Méndez, 2015; Martínez-Bernal *et al.*, 2021).

Los matorrales xerófilos comprenden un conjunto de comunidades arbustivas que varían fisionómicamente entre sí debido a la diversidad de formas y tamaños de las especies dominantes que se desarrollan en ellas (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; González-Medrano, 2012; Meave *et al.*, 2016). Los matorrales xerófilos se extienden desde el nivel del mar hasta los 3,000 m s.n.m., predominando en regiones de clima cálido-semiseco y cálido-seco, y en menor medida, en climas templado-subhúmedo (Rzedowski, 2006; González-Medrano, 2012). Por lo general, la altura del dosel de los matorrales xerófilos suele ser baja, variando entre 15 cm y 4 m, pero en ocasiones algunos individuos llegan a medir hasta 20 m (*e.g.*, cardones, tatechos, izotes, soteles). Los matorrales xerófilos pueden ser caducifolios o perennifolios y típicamente presentan doseles abiertos y poco densos puesto que los arbustos crecen esparcidos y dejan entre sí espacios vacíos (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; Villaseñor y Ortiz, 2014; Meave *et al.*, 2016). En los matorrales xerófilos son frecuentes las plantas espinosas, suculentas y rosetófilas, mientras que las lianas y epífitas están pobremente representadas (Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Las familias más representativas de este tipo de vegetación son Asparagaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Cactaceae, Crassulaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Poaceae y Rhamnaceae; algunos géneros característicos de esta comunidad son *Acacia*, *Agave*, *Ambrosia*, *Baccharis*, *Beucarnea*, *Bouvardia*, *Bursera*, *Calliandra*, *Celtis*, *Cassia*, *Cordia*, *Croton*, *Dasyllirion*, *Dodonaea*, *Echeveria*, *Ephedra*, *Eysenhardtia*, *Fouquieria*, *Hechtia*, *Ipomoea*, *Jatropha*, *Karwinskia*, *Larrea*, *Lantana*, *Lippia*, *Mimosa*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia*, *Nolina*, *Opuntia*, *Pachycereus*, *Prosopis*, *Plumeria*, *Pseudosmodium*, *Stenocereus*, *Tecoma*, *Tournefortia*, *Yucca* y *Zanthoxylum* (Zamudio, 1992; Fernández-Nava y Colmenero-Robles, 1997; Vargas-Ulate, 1997; García-Sánchez *et al.*, 1999; Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Pérez-García y Meave, 2005; Nájera-Acevedo, 2006; Rzedowski, 2006; González-Medrano, 2012; Rojas *et al.*, 2013; Rivera-Hernández *et al.*, 2018).

Los tipos de vegetación dominados por plantas herbáceas, principalmente gramíneas, incluyen a los pastizales y zacatonales propios de regiones templadas, además de comunidades tropicales como las sabanas y los palmares, donde las aráceas predominan en

este último (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Algunas de estas comunidades están determinadas por las condiciones climáticas, mientras que otras están influenciadas por las condiciones del sustrato (vegetación azonal) o bien por el disturbio antropogénico (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008). Por ejemplo, los zacatonales (comunidades influenciadas por el clima) se desarrollan por encima del límite altitudinal del crecimiento arbóreo (~ 4,300 m s.n.m.), donde las gramíneas dominantes presentan una morfología amacollada (Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Por otro lado, entre las comunidades azonales destacan los pastizales halófitos y gipsófilos, así como las sabanas que se desarrollan en terrenos que se inundan estacionalmente (Meave *et al.*, 2016). Generalmente, los pastizales y sus equivalentes presentan una fisonomía homogénea y una estructura abierta, donde la presencia ocasional de especies leñosas rompe la monotonía del paisaje (Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Este tipo de comunidades suele extenderse debido a la intervención antropogénica, desarrollándose así los pastizales inducidos o cultivados para su aprovechamiento en la ganadería y la agricultura (Rzedowski, 2006; Meave *et al.*, 2016). Además de las gramíneas, son muy abundantes los miembros de la familia Asteraceae, que en los pastizales incluso las sobrepasan en números de especies (Challenger y Soberón, 2008). Otras familias bien representadas en este tipo de vegetación son Amaryllidaceae, Araceae, Bignoniaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Cyperaceae, Fabaceae y Rubiaceae; algunos géneros característicos de estas comunidades son *Andropogon*, *Aristida*, *Arenaria*, *Artemisa*, *Bouteloua*, *Byrsonima*, *Calamagrostis*, *Carex*, *Crescentia*, *Curatella*, *Draba*, *Eragrostis*, *Festuca*, *Linum*, *Lupinus*, *Muhlenbergia*, *Oxalis*, *Panicum*, *Parthenium*, *Polygala*, *Salvia*, *Senecio*, *Tithonia* y *Trachypogon* (Fernández-Nava y Colmenero-Robles, 1997; Vargas-Ulate, 1997; López-Olmedo *et al.*, 2006; Rzedowski, 2006; Almeida-Leñero *et al.*, 2007; López-Olmedo *et al.*, 2007).

Los humedales son comunidades vegetales que se desarrollan en zonas donde el suelo o sustrato está al menos periódicamente saturado o cubierto de agua (Challenger y Soberón, 2008). Los humedales comprenden la vegetación marina litoral, los popales, los tulares, los carrizales, los manglares, la vegetación flotante y sumergida, así como el bosque de galería (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008). Estas comunidades se pueden encontrar desde el nivel del mar hasta más de 4,000 m s.n.m. y en prácticamente todos los climas, por lo que su presencia y distribución dependen más de las condiciones del sustrato, de ahí su

carácter azonal (Rzedowski, 2006). El grado de salinidad permite distinguir comunidades asociadas a diferentes tipos de agua, como por ejemplo, la vegetación sumergida dominada por pastos marinos que depende fuertemente del agua salada (Meave *et al.*, 2016). Los humedales conjuntan una variedad de comunidades arbóreas y herbáceas con distinta composición, estructura y formas de vida, y dependiendo de las especies dominantes reciben diversos nombres (Challenger y Soberón, 2008; Moreno-Casasola *et al.*, 2010; Meave *et al.*, 2016). Por ejemplo, los popales son humedales herbáceos emergentes dominadas por *Thalia*, *Calathea* y *Heliconia*; los tulares por *Thypha*, *Scirpus* y *Cyperus*; y los carrizales por *Phragmites*, *Cladium* y *Arundo* (Rzedowski, 2006; Moreno-Casasola *et al.*, 2010). Los manglares son humedales costeros representados por plantas leñosas denominados mangles que pueden alcanzar alturas de hasta 25 a 30 m, cuyas especies representativas son *Rhizophora mangle*, *R. harrisonii*, *Avicennia germinans*, *A. bicolor*, *Laguncularia racemosa* y *Conocarpus erectus*, que por lo general, puede predominar una, dos o tres especies, dependiendo de la zona y el proceso seral (Vargas-Ulate, 1997; López-Portillo y Ezcurra, 2002; Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008). Los bosques de galería son un tipo humedales dominados por árboles perennes o deciduos, con alturas de 4 a 40 m, que se desarrollan a lo largo de los cauces de los ríos (Rzedowski, 2006; Meave *et al.*, 2016). Los géneros más representativos del bosque de galería son *Acer*, *Alnus*, *Asthanthus*, *Bambusa*, *Carya*, *Daphnopsis*, *Ficus*, *Fraxinus*, *Inga*, *Pachira*, *Platanus*, *Populus*, *Salix*, *Taxodium* y *Trema* (Camacho-Rico *et al.*, 2006; Rzedowski, 2006). Finalmente, los petenes son islas de vegetación arbórea que se encuentran inmersas en medio de amplias zonas inundables de tipo pantanoso, conocidas como “marismas”. Los petenes están compuestos por elementos florísticos tanto del manglar como del bosque tropical perennifolio (Durán-García, 1995; Zamora-Crescencio *et al.*, 2015).

6. METODOLOGÍA

Se compiló una base de datos generados a partir de análisis geoquímicos y palinológicos obtenidos de la interfaz agua-sedimento de la parte más profunda de 132 lagos en Mesoamérica (Fig. 1). Cada localidad se caracterizó ambientalmente usando atributos climáticos, de cobertura vegetal, impacto humano, topografía y geología (Cuadro 1). A continuación, se describen con detalle los procedimientos de obtención, transformación y procesamiento de datos (Fig. 6).

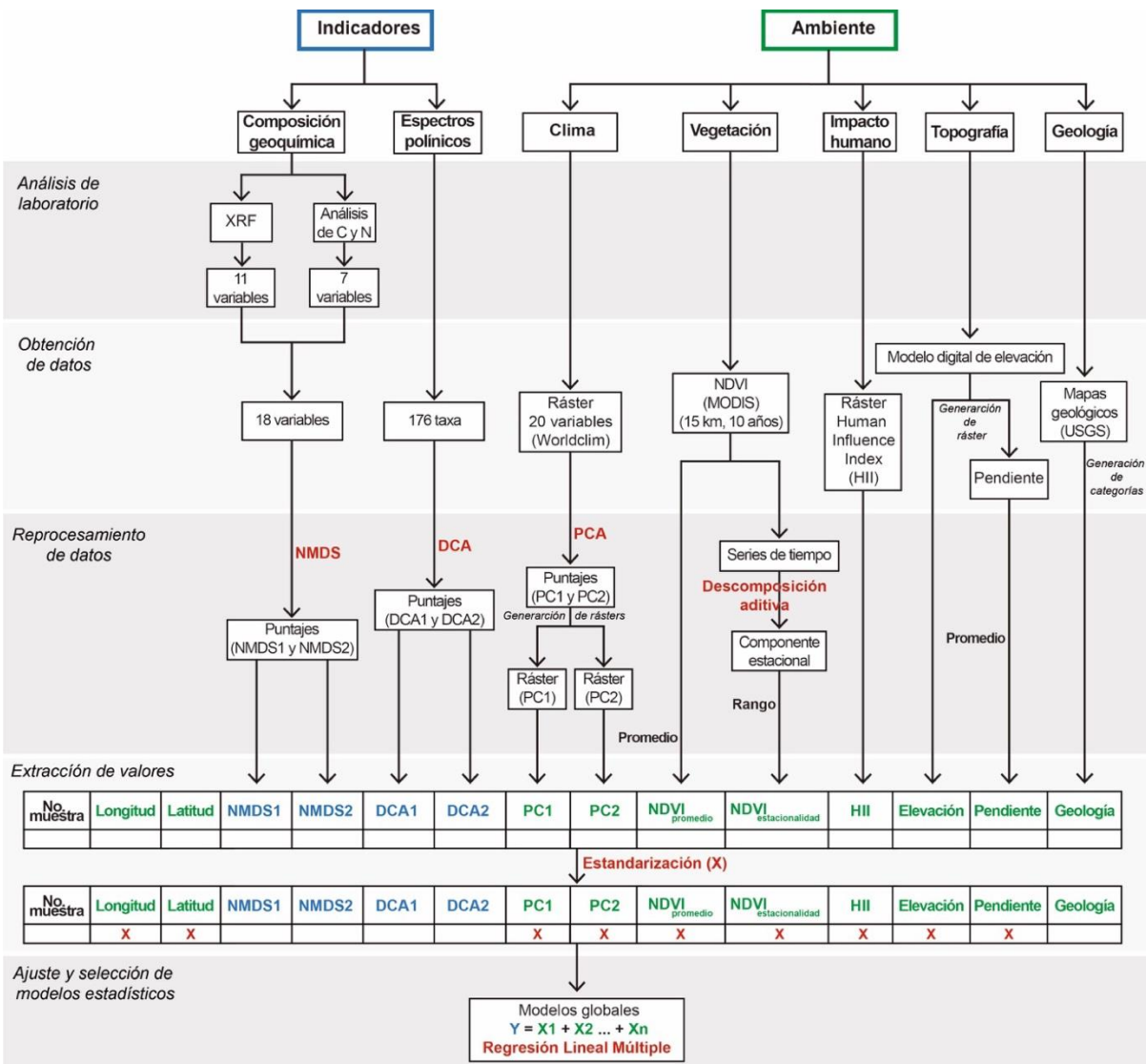


Figura 6. Resumen de los procedimientos utilizados para obtener y procesar los datos.

Cuadro 1. Atributos de las diferentes fuentes de datos procesadas en los análisis presentados en esta tesis. La resolución espacial en paréntesis representa el área de cada píxel analizado.

Tipo de datos	Resolución espacial	Resolución temporal	Ventana temporal	Sensor/Base de datos	Fuente	Atributos
Clima	~ 5 km (~25 km ²)	NA	1970-2000	WorldClim 2.1	Fick y Hijmans (2017)	BIO1 = Temperatura media anual BIO2 = Rango promedio de temperaturas diarias (Tmax-Tmin) BIO3 = Isotermalidad (BIO2/BIO7) ×100 BIO4 = Estacionalidad de la temperatura (Desv. estand. × 100) BIO5 = Temperatura máxima del mes más cálido BIO6 = Temperatura mínima del mes más frío BIO7 = Rango anual de la temperatura (BIO5–BIO6) BIO8 = Temperatura media del trimestre más húmedo BIO9 = Temperatura media del trimestre más seco BIO10 = Temperatura media del trimestre más cálido BIO11 = Temperatura media del trimestre más frío BIO12 = Precipitación anual BIO13 = Precipitación del mes más húmedo BIO14 = Precipitación del mes más seco BIO15 = Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación) BIO16 = Precipitación del trimestre más húmedo BIO17 = Precipitación del trimestre más seco BIO18 = Precipitación del trimestre más cálido BIO19 = Precipitación del trimestre más frío
Vegetación	250 m (0.06 km ²)	16 días	2000-2010	MOD13Q1.006 Terra Vegetation Indices (MODIS)	Didan (2015)	NDVI (Normalized Difference Vegetation Index)
Impacto humano	~ 1 km (~ 1 km ²)	NA	1995-2004	Global Human Footprint (Geographic), v2	Wildlife Conservation Society <i>et al.</i> (2005)	HII (Human Influence Index)
Topografía	90 m (0.008 km ²)	NA	NA	SRTM 90m DEM Digital Elevation Database	Jarvis <i>et al.</i> (2008)	Elevación (Modelo digital de elevación)
Geología	0.5° de arco (~ 56 km ²)	NA	1965–2012	Global Lithological Map (GLiM)	Hartmann y Moosdorf (2012)	Litología

6.1. Indicadores sedimentarios

En este estudio, se realizaron análisis de la composición geoquímica multielemental y orgánica de las muestras, de acuerdo con los métodos que se describen a continuación. De manera paralela, se compiló una matriz de datos palinológicos de las mismas muestras, conformada por abundancias relativas de polen previamente publicadas (Correa-Metrio *et al.*, 2011; Correa-Metrio *et al.*, 2013; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a; López-Esquivel, 2021). Aunque los datos palinológicos fueron producidos por diferentes investigadores para distintos trabajos previos, los análisis fueron realizados por el mismo grupo de investigación, de manera que se cuenta con lineamientos metodológicos estandarizados, los cuales serán descritos más adelante.

6.1.1. Análisis geoquímicos

Para los análisis geoquímicos, las muestras de sedimento fueron deshidratadas mediante liofilización, un proceso de secado que impide que ocurran cambios potenciales en las composiciones elementales e isotópicas derivadas del secado al aire o al horno (Meyers y Teranes, 2001). Una vez secas, las muestras fueron maceradas y homogeneizadas hasta obtener una textura de arcilla usando un mortero de ágata. Las muestras pulverizadas se sometieron a diferentes tipos de análisis geoquímicos, los cuales se describen a continuación.

6.1.1.1. Composición elemental inorgánica

La composición geoquímica elemental se determinó utilizando un analizador portátil de fluorescencia de rayos X (XRF, siglas en inglés) modelo *Thermo Scientific Niton XL3t*, obteniéndose tres mediciones por muestra. Este método no destructivo tiene como principio la emisión de rayos X, los cuales causan una excitación electromagnética característica de cada tipo de material. Así, es posible detectar los diferentes elementos químicos presentes en el sedimento (Boyle, 2000). Con las mediciones obtenidas del análisis XRF se determinaron las concentraciones elementales medidas en partes por millón (ppm). Mediante estadística descriptiva se determinó la confiabilidad de los datos con respecto al error de detección instrumental, excluyendo aquellos elementos que se encontraron por debajo del límite de detección en más del 20% de las muestras. Este análisis se llevó a cabo en el Laboratorio de

Geoquímica Ambiental del Laboratorio Nacional de Geoquímica y Mineralogía (LANGEM) del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

6.1.1.2. Composición orgánica e isotópica

Las concentraciones totales de carbono (TC, siglas en inglés) y nitrógeno (TN, siglas en inglés) se determinaron con un analizador elemental CHNS, modelo *Carlo-Erba NA-1500*. Para ello, se oxidaron completamente 10 mg de muestra mediante combustión instantánea (a una temperatura de 980 °C), convirtiendo todas las sustancias orgánicas e inorgánicas en productos de combustión. Los gases liberados (CO₂, H₂O y N) pasaron a través de un horno de reducción y fueron arrastrados por la acción del helio a la columna cromatográfica donde se separaron y detectaron por medio de conductividad térmica. El carbono inorgánico total (TIC, siglas en inglés) se determinó en un dispositivo automático *Automate Prep Device*TM donde se acidificaron 10 mg de muestra para convertir los carbonatos en gas CO₂. Posteriormente y usando un depurador de nitrato de plata, el CO₂ fue transferido a un Coulómetro de CO₂ (UIC, Inc. modelo 5011). En este equipo, el CO₂ es arrastrado por el nitrógeno (N₂) libre de CO₂ a la celda coulométrica, donde es absorbido cuantitativamente después de reaccionar con etanolamina, obteniendo así las mediciones de TIC. El TC, el TN y TIC se expresaron como porcentajes en peso. El carbono orgánico total (TOC, siglas en inglés) se calculó como $TOC [\%] = TC - TIC$. La relación atómica C/N se determinó a partir del TOC calculado y los valores medidos de TN.

Para la medición de isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}N_{org}$) y carbono ($\delta^{13}C_{org}$) de la materia orgánica se usaron muestras no acidificadas y descarbonatadas, respectivamente. Estas últimas se trataron por digestión usando ácido clorhídrico (HCl) 1.0 M durante 48 horas. Posteriormente, las muestras descarbonatadas se enjuagaron con agua desionizada para eliminar el exceso de ácido y cloro. Las muestras acidificadas y no acidificadas se procesaron de manera independiente de la siguiente manera: se cargaron muestras de aproximadamente 50 mg en cápsulas de estaño y se colocaron en un carrusel automatizado de 50 posiciones de un analizador elemental *Costech*. Después de la combustión instantánea a 1,020 °C en una atmósfera rica en oxígeno, los gases de combustión se transportaron en una corriente de helio a través de una columna de reducción caliente (650 °C) hecha de cobre

elemental para eliminar el oxígeno. La corriente efluente pasó a través de una trampa de perclorato de magnesio para eliminar el agua, seguida de una columna de cromatografía de gases de 0.8 m a 115 °C para separar el N₂ del CO₂. Luego, los gases de combustión pasaron a través de una interfaz Conflo II a un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas *Thermo Finnigan DELTAplus XL* que funciona en modo de flujo continuo, con el que se midió el gas de muestra en relación con los gases de referencia de laboratorio N₂ y CO₂. La precisión analítica y la exactitud se determinaron mediante análisis repetidos del estándar USGS40. Los resultados de isótopos estables se reportan en partes por mil (‰) usando notación delta estándar en relación con Vienna PeeDee Belemnite (VPDB) para el $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ y en relación con el aire (N₂ atmosférico) para el $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$. Todos los análisis de C y N se realizaron en el Laboratorio de isótopos Estables del Departamento de Ciencias Geológicas de la Universidad de Florida.

6.1.2. Análisis palinológicos

Los datos palinológicos fueron compilados de trabajos publicados previamente: 49 muestras de la península de Yucatán y montañas adyacentes (Correa-Metrio *et al.*, 2011), 32 extendidas hacia Centroamérica (Guatemala, Honduras y El Salvador; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a), 17 muestras del centro de México (Correa-Metrio *et al.*, 2013), así como 34 nuevas muestras reportadas para la región de estudio por López-Esquivel (2021) (Apéndice 1). La preparación y análisis de todas las muestras para análisis palinológicos siguió el protocolo estándar (Faegri y Iversen, 1989) para garantizar la homogeneidad del conjunto de datos.

6.2. Variables ambientales

6.2.1. Clima

El espacio climático se caracterizó en términos de variables climáticas obtenidas de la base de datos *WorldClim 2.1* (Fick y Hijmans, 2017). Este repositorio ofrece datos climáticos mensuales globales de temperatura mínima, media y máxima, precipitación y 19 variables que han denominado “bioclimáticas” y que se derivan de las variables de temperatura y precipitación (Cuadro 1). Los datos disponibles tienen una resolución espacial de hasta ~1 km², generados mediante la interpolación de datos climáticos medios mensuales obtenidos

de estaciones meteorológicas distribuidas a nivel mundial, con datos disponibles entre 1970 y 2000 (Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017).

Particularmente, se descargaron los archivos ráster de cada una de las 19 variables bioclimáticas (BIO1–BIO19; Cuadro 1) a una resolución espacial de 2.5 minutos (~5 km, donde cada píxel tiene un área de ~25 km²). Las variables representan atributos anuales (*e.g.*, temperatura media anual, precipitación total anual), estacionalidad (*e.g.*, rango anual de temperatura y precipitación) y factores ambientales extremos o limitantes (*e.g.*, temperatura del mes más frío y cálido, o precipitación de los trimestres más húmedos y secos).

6.2.2. Vegetación

La vegetación se describió en términos del Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI, siglas en inglés). Este índice es uno de los indicadores más comúnmente utilizados en estudios de vegetación mediante técnicas de percepción remota. Es un indicador numérico que utiliza el valor de reflectancia de las bandas del rojo y del infrarrojo cercano, del espectro electromagnético, para obtener información puntual acerca del vigor de la vegetación (Xue y Su, 2017). Los datos se derivaron del producto MODIS *MOD13Q1.006 Terra Vegetation Indices* de la NASA EOSDIS Land Processes DAAC, obtenidos a partir del catálogo de datos de Google Earth Engine (Didan, 2015). El producto *MOD13Q1.006* proporciona imágenes ráster corregidas atmosféricamente con valores de NDVI generados cada 16 días a una resolución espacial de 250 m (cada píxel con un área de 0.06 km²). Los valores de cada archivo ráster oscilan entre -2000 y 10,000, siendo los valores bajos y altos indicadores de un menor y mayor vigor de la vegetación, respectivamente.

6.2.3. Impacto humano

El impacto humano se evaluó utilizando el *Human Influence Index* (HII), derivado del *Global Human Footprint Dataset* (Wildlife Conservation Society *et al.*, 2005). El HII es un conjunto de datos creado a partir de nueve capas de datos globales que cubren la presión de la población humana (densidad de población), el uso humano de la tierra y la infraestructura (áreas edificadas, luces nocturnas, uso de la tierra/cobertura de la tierra) y el acceso humano (costas, carreteras, ferrocarriles, ríos navegables). Se descargó el HII como archivo ráster a

una resolución espacial de ~ 1 km (cada píxel con un área de ~ 1 km²) y se extrajeron los valores para cada sitio de estudio. Los valores de índice de influencia humana (HII) oscilan desde cero para áreas totalmente vírgenes hasta 64 para regiones totalmente urbanizadas (Sanderson *et al.*, 2002).

6.2.4. Topografía

Las variables topográficas se derivaron a partir de modelos digitales de elevación (DEM, siglas en inglés) obtenidos de la *SRTM 90m DEM Digital Elevation Database* (<https://srtm.csi.cgiar.org/>). Los datos digitales de elevación de SRTM proporcionados en esta base de datos se han procesado para llenar los vacíos de datos y están disponibles en formato ArcInfo, ASCII y GeoTiff para facilitar su uso en una variedad de aplicaciones de procesamiento de imágenes y SIG (Jarvis *et al.*, 2008). El área de estudio fue cubierta por diez imágenes GeoTiff (DEM) de 5×5 grados proyectadas en coordenadas métricas con una resolución espacial de 90 m (cada píxel con un área de 0.008 km²). Posteriormente, las diez imágenes DEM se unieron generando un único ráster de elevación. Basado en este ráster se obtuvieron los valores de elevación de cada sitio de estudio. Adicionalmente, del ráster de elevación se generó un ráster de pendiente con la misma resolución espacial. La pendiente se calculó de acuerdo con Ritter (1987). Finalmente, para cada sitio de estudio se extrajeron los valores promedio de pendiente utilizando un *buffer* de 5 km a partir del centro del cada lago. Los valores de elevación y pendiente obtenidos se utilizaron como variables que describen la topografía.

La extracción y manipulación de los datos climáticos, de cobertura vegetal, impacto humano y topografía en formato ráster se realizó en R (R Core Team, 2021) utilizando los paquetes *raster* (Hijmans, 2020) y *sp* (Pebesma y Bivand, 2005).

6.2.5. Geología

Se generó una clasificación *a priori* basada en la litología dominante de cada sitio de estudio utilizando del archivo shapefile de la base de datos de mapas litológicos globales (GLiM) cuadrículado a una resolución espacial de 0.5° (~ 56 km, Hartmann y Moosdorf, 2012). La visualización y obtención de datos se realizó en ArcGIS con una proyección EPSG:4326

(latitud y longitud sobre el elipsoide WGS84). A partir de ello, se obtuvo una variable categórica llamada *geología* que describe el contexto geológico de cada sitio en términos de cuatro categorías: rocas ígneas volcánicas (IV), rocas ígneas plutónicas (IP), rocas sedimentarias siliciclásticas (SS) y rocas sedimentarias carbonatadas (SC).

6.3. Análisis de datos

El análisis de datos se llevó a cabo bajo las siguientes etapas: (i) reprocesamiento de bases de datos para reducir su complejidad y (ii) ajuste y selección de modelos estadísticos para explicar los indicadores sedimentarios en términos de los atributos ambientales del área de estudio.

6.3.1. Reprocesamiento de datos

En la medida en la que algunos conjuntos de datos resultaron ser muy complejos, se realizaron diferentes procedimientos de simplificación a fin de poder incluirlos en el ajuste de modelos estadísticos. Este fue el caso de los indicadores sedimentarios, tanto geoquímicos como polínicos, y de los atributos regionales del clima y la vegetación (NDVI). Por su parte, las variables de impacto humano (HII), elevación, pendiente, así como la variable categórica de geología se usaron sin ningún tipo de transformación. A continuación, se describen los métodos utilizados en el reprocesamiento de datos.

6.3.1.1. Datos geoquímicos: escalamiento multidimensional no métrico (NMDS)

Se aplicó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, siglas en inglés; Legendre y Legendre, 1998) usando la matriz de datos geoquímicos estandarizados para resumir y conocer las similitudes entre las muestras de acuerdo con su composición geoquímica. El NMDS proyecta datos multivariados a lo largo de k ejes latentes basados en la distancia entre muestras con el objetivo de visualizar las relaciones topológicas originales entre ellas (Legendre y Legendre, 1998). La dimensionalidad del nuevo espacio ordenado (k) está definida *a priori* por el analista; muestras con puntajes similares en el espacio k dimensional (en esta investigación $k = 2$) presentan similitudes en términos de su composición geoquímica. Los puntajes de las muestras se obtuvieron directamente de la

ordenación, mientras que los atributos fueron proyectados sobre el espacio de ordenación mediante el uso de medias ponderadas (Borcard *et al.*, 2011). Los puntajes obtenidos por las muestras en la ordenación (NMDS1 y NMDS2) se utilizaron como variables geoquímicas.

6.3.1.2. Datos palinológicos: análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)

Se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (*Detrended Correspondence Analysis* o DCA, siglas en inglés; Hill y Gauch, 1980) usando la matriz de datos palinológicos, ponderando para abajo a los taxones más raros para evitar sobreestimar las diferencias entre muestras y procurar una señal regional (Caballero-Rodríguez *et al.*, 2018). Esta técnica permite resumir la variabilidad reflejada por los diferentes taxones polínicos, ordenándolos en un espacio común dimensionalmente reducido (Hill y Gauch, 1980). El DCA mejora las ordenaciones de reescalamiento multidimensional al reducir el efecto de arco producido por otras técnicas de ordenación. Dado que la varianza de la ordenación se corrompe por la técnica usada para eliminar la tendencia, los valores propios tienen que interpretarse como un reflejo de la importancia relativa de los ejes (Correa-Metrio *et al.*, 2014). Por su parte, las longitudes de los ejes del DCA se miden en unidades de desviación estándar, los cuales se interpretan directamente en términos de recambio ecológico. Por último, el DCA produce puntajes tanto para muestras como para especies. Estos últimos indican la posición relativa de los taxones en el espacio reducido con respecto a como varían de forma coordinada entre las muestras. El significado de los ejes DCA se infiere después evaluando la posición relativa de los taxones en términos de su distribución en los gradientes ambientales (Correa-Metrio *et al.*, 2014). Los puntajes de las muestras en los primeros dos ejes obtenidos de la ordenación (*DCA1* y *DCA2*) para cada sitio fueron utilizados como variables polínicas para los análisis posteriores.

6.3.1.3. Datos climáticos: análisis de componentes principales (PCA)

La variabilidad climática es el resultado de interacciones no lineales, complejas y de alta dimensionalidad (Hannachi *et al.*, 2007). Para su estudio, en las ciencias atmosféricas se ha utilizado comúnmente las funciones empíricas ortogonales (EOF, siglas en inglés), las cuales se basan en el análisis de componentes principales (PCA, siglas en inglés) para describir,

reconstruir y resumir campos de datos de muchas dimensiones (Hannachi *et al.*, 2007; Monahan *et al.*, 2009; Taylor *et al.*, 2013). Para resumir el clima del área de estudio en el menor número de variables posibles se aplicó un PCA al conjunto de datos bioclimáticos de WorldClim (Fick y Hijmans, 2017). Los datos sometidos al PCA fueron estandarizados para evitar efectos espurios causados por la heterogeneidad dimensional de los datos originales. En la práctica, el objetivo del PCA es encontrar un nuevo conjunto de variables que capturen la mayor parte de la varianza observada en los datos originales a través de combinaciones lineales de ellas (Legendre y Legendre, 1998; Hannachi *et al.*, 2007). Se utilizó el modelo de *broken-stick* (varilla rota) para determinar la significancia de los componentes principales derivados (Legendre y Legendre, 1998). Los puntajes de los sitios en los ejes que fueron significativos se utilizaron para generar rásters climáticos que abarcaron toda el área de estudio. Frecuentemente la mayor parte de la varianza está asociada a los primeros componentes principales (o ejes), cuyo significado puede vincularse a posibles procesos conocidos (Legendre y Legendre, 1998). A partir de cada ráster climático se obtuvieron los valores para cada sitio de estudio definiendo así las variables *PC1* y *PC2*, utilizadas como variables climáticas predictoras.

6.3.1.4. Estadísticos del vigor de la vegetación

Para cada sitio representado en el muestreo se descargaron 250 imágenes de NDVI en formato ráster que cubren un período de 10 años (febrero de 2000 - diciembre de 2010). Se obtuvieron los valores promedio de NDVI de cada una de ellas para un radio de 15 km alrededor de cada sitio. A partir de esto, se generó una matriz de datos de 132 sitios por 250 valores de NDVI, la cual representa una serie de tiempo de 10 años para cada sitio. A partir de esta matriz se obtuvo la variable $NDVI_{promedio}$, que es un indicador del vigor de la vegetación para cada sitio. Además, la serie de tiempo asociada a cada sitio se transformó en una matriz mensual, la cual fue sometida a una descomposición aditiva de series de tiempo para expresar las series de datos de NDVI observados en términos de su tendencia, estacionalidad y aleatoriedad (Verbesselt *et al.*, 2010). De estas tres propiedades, solamente se creó una matriz con los valores del componente estacional de la descomposición aditiva. Se calculó el rango (valor máximo – valor mínimo) para conocer la magnitud de la variación

del vigor de la vegetación a lo largo del año. Los valores de $NDVI_{promedio}$ y $NDVI_{estacionalidad}$ (rango) se utilizaron como variables representativas de la vegetación.

6.3.2. Ajuste y selección de modelos estadísticos

Se ajustaron modelos de regresión lineal múltiple para cuantificar el efecto de las variables ambientales sobre los indicadores geoquímicos y palinológicos. Este tipo de modelos es utilizado para explicar, a partir de un grupo de variables independientes (o explicativas), el comportamiento de una variable dependiente (o de respuesta; Allison, 1999). En esta investigación, todos los atributos ambientales descritos antes (PC1, PC2, $NDVI_{promedio}$, $NDVI_{estacionalidad}$, HII, elevación, pendiente y geología), incluyendo las coordenadas geográficas (longitud/latitud) se utilizaron como variables explicativas. La longitud y la latitud fueron incluidas en el análisis porque las variables ambientales tienden a seguir un patrón sistemático en el espacio (Hoyos *et al.*, 2017). Como variables de respuesta se utilizaron los puntajes de cada uno de los ejes de las ordenaciones geoquímica (NMDS1 y NMDS2) y palinológica (DCA1 y DCA2). Para el ajuste de los modelos se estandarizaron todas las variables explicativas (con excepción de la variable categórica de geología) para evitar los efectos de la heterogeneidad dimensional y poder compararlas en términos del tamaño de su efecto (Correa-Metrio *et al.*, 2016).

El modelo inicial para cada variable de respuesta fue el *modelo global*, el cual incluyó a todas las variables explicativas (atributos ambientales y coordenadas geográficas) y a cada uno de los puntajes de las ordenaciones como variable de respuesta (Y):

$$Y \sim \text{Longitud} + \text{Latitud} + \text{PC1} + \text{PC2} + NDVI_{promedio} + NDVI_{estacionalidad} + \text{HII} + \\ \text{Elevación} + \text{Pendiente} + \text{Geología (categórica)}$$

A partir de cada modelo global se generó una serie de modelos con todas las combinaciones posibles de variables explicativas. Seguidamente, se ordenaron cada uno de los modelos ajustados en función de su AIC (criterio de información de Akaike). El AIC es un estimador de la calidad relativa de los modelos estadísticos basado en la teoría de información y en la verosimilitud del modelo (Akaike, 1974). En general, el AIC indica que tan parsimonioso es un modelo en comparación a otro (*e.g.*, modelo nulo, es decir, un modelo

sin predictores). En este sentido, los modelos más parsimoniosos son aquellos que presentan AIC más bajos e indican un mejor balance entre la capacidad explicativa y la complejidad (Garibaldi *et al.*, 2017). Una vez organizados los modelos de menor a mayor AIC, la selección del modelo se basó en ΔAIC , que es la diferencia entre el AIC del modelo de interés y el AIC del modelo de mejor ajuste. Se seleccionaron aquellos con un $\Delta AIC \leq 2$, es decir, con una diferencia en el AIC de máximo dos unidades con respecto al modelo de menor AIC (Burnham y Anderson, 2002). Si el conjunto de modelos seleccionado resultó mayor a 1, es posible que no haya un solo mejor modelo sino varios. Bajo estas circunstancias, se empleó un enfoque de *promedio de modelos*. Este procedimiento implica calcular un promedio ponderado de las estimaciones de los parámetros, de modo que las estimaciones de los parámetros de los modelos que aportan poca información sobre la varianza en la variable de respuesta tengan poco peso (Burnham y Anderson, 2002; Grueber *et al.*, 2011). El procedimiento utilizado para promediar modelos en este estudio fue el *método cero* (Burnham y Anderson, 2002) o también denominado *promedio completo* (*full average*; Bartoń, 2020). En este método, una estimación de parámetro de cero se sustituye en aquellos modelos donde el parámetro dado está ausente, y la estimación de parámetro se obtiene promediando todos los modelos en el conjunto de modelos seleccionado. Por lo tanto, este método disminuye el tamaño del efecto de los predictores que tienen efectos débiles. Nakagawa y Freckleton (2011) recomiendan utilizar este método cuando el objetivo del estudio es determinar qué factores tienen el efecto más fuerte en la variable de respuesta. Finalmente, se evaluaron la normalidad y la homocedasticidad de los residuos de cada modelo promediado, así como la distribución de los tamaños de efecto (coeficientes de regresión) para cada variable explicativa en los modelos promediados utilizados.

Todos los análisis estadísticos se realizaron en R (R Core Team, 2021). Para los análisis multivariados (NMDS, DCA y PCA) se utilizó el paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2020). La descomposición aditiva de series de tiempo se realizó con las funciones *ts* y *decompose* (R Core Team, 2021). El ajuste, la selección y el promediado de modelos se realizó con las funciones del paquete *MuMIn* (Bartoń, 2020).

7. RESULTADOS

7.1. Indicadores sedimentarios

7.1.1. Geoquímica

7.1.1.1. Composición geoquímica de los sedimentos

El análisis XRF detectó concentraciones de 34 elementos químicos; sin embargo, 18 elementos fueron excluidos debido a que estuvieron por debajo del límite de detección en más del 20% de las muestras (Fig. 7). Por lo tanto, solo se consideraron concentraciones de Sr, Fe, Ca, Zn, Rb, K, S, Ti, Zr, V y Mn, además de las variables obtenidas de los análisis de C y N (TN, TC, TOC, TIC, C/N, $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ y $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$) para el análisis multivariado.

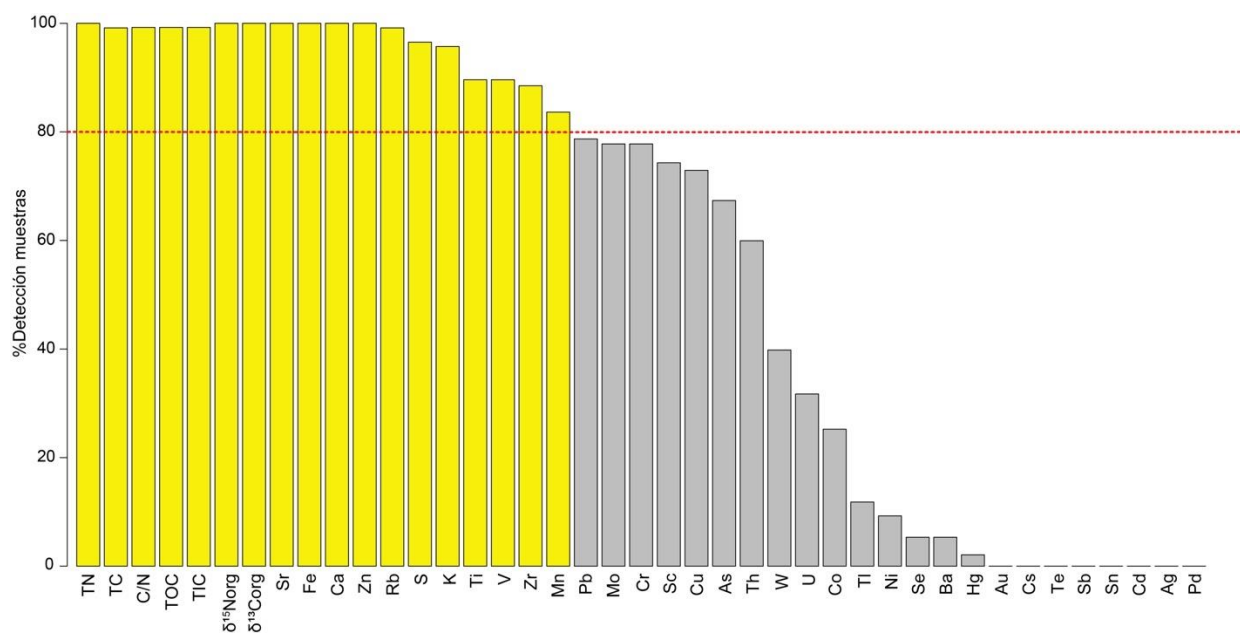


Figura 7. Porcentaje de detección de las variables geoquímicas en las 132 muestras analizadas mediante XRF y análisis geoquímicos de C y N. En amarillo se destacan las variables geoquímicas detectadas en más del 80% de las muestras.

Del análisis de detección por XRF, el Ca fue el elemento más abundante (concentración promedio, 135,633 ppm; rango, 1,026-503,514 ppm), seguido por el Fe (concentración promedio, 36,289 ppm; rango, 625-173,334 ppm). Las concentraciones de K oscilaron entre 235 y 20,530 ppm (concentración promedio, 5,819 ppm), las de Ti entre 109 y 11,317 ppm (concentración promedio, 3,867 ppm), las de S entre 175 y 18,805 ppm

(concentración promedio, 2,083 ppm), las de Mn entre 50 y 4,688 ppm (concentración promedio, 755 ppm) y las del Sr entre 7 y 2,960 ppm (concentración promedio, 435 ppm). Los elementos menos abundantes fueron el Zr con concentraciones entre 6 y 530 ppm (concentración promedio, 162 ppm), el Rb entre 3 y 222 ppm (concentración promedio, 42 ppm), el V entre 16 y 433 ppm (concentración promedio, 137 ppm) y el Zn entre 10 y 611 ppm (concentración promedio, 113 ppm) (Fig. 8).

Las concentraciones de TC oscilaron entre 0.5 y 41.3 % (concentración promedio, 9.7 %), mientras que el TN entre 0.03 y 3.3 % (concentración promedio, 0.6 %). Las concentraciones de TIC variaron entre 0 y 11.3 % (concentración promedio, 2.8 %) y las de TOC entre 0.4 y 41.1 % (concentración promedio, 6.9 %). Por su parte, el cociente TOC/TN (C/N) obtuvo valores entre 6.1 y 26.5 (valor promedio, 11.7) (Fig. 8).

Las relaciones isotópicas de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$) en la materia orgánica mostraron valores entre -0.9 y +18.3 ‰, con un promedio de 4.6 ‰. Los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ en la materia orgánica mostraron valores máximos y mínimos de -16.1 y -37.9 ‰, respectivamente, y una media de -26.1 ‰ (Fig. 8).

7.1.1.2. Ordenación basada en la geoquímica de los sedimentos (NMDS)

La ordenación de la base de datos geoquímica producida por el NMDS tuvo un estrés de 0.17 (Fig. 9), lo que significa que es muy confiable (Legendre y Legendre, 1998). El eje 1 (NMDS1) estuvo definido principalmente por las concentraciones de Ca, K, Rb, Zr, Sr, Ti, V, Fe, Zn y Mn, y por los valores de TIC. Los puntajes de NMDS1 oscilaron entre -5.2 y 4.9 (Fig. 9). Las muestras con puntajes positivos tuvieron concentraciones altas de K, Rb, Zr, Ti, V, Fe, Zn y Mn, mientras las muestras con puntajes negativos tuvieron concentraciones de TIC, Ca y Sr mayores. El eje 2 (NMDS2) estuvo definido principalmente por la geoquímica orgánica, con oscilaciones de los puntajes de las muestras de entre -8.1 y 4.1 (Fig. 9). Las muestras con puntajes negativos tuvieron un alto contenido de TOC, TN, TC, concentraciones altas de S y Zn, y valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, mientras que las muestras con puntajes positivos tuvieron valores altos de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$, K y Rb.

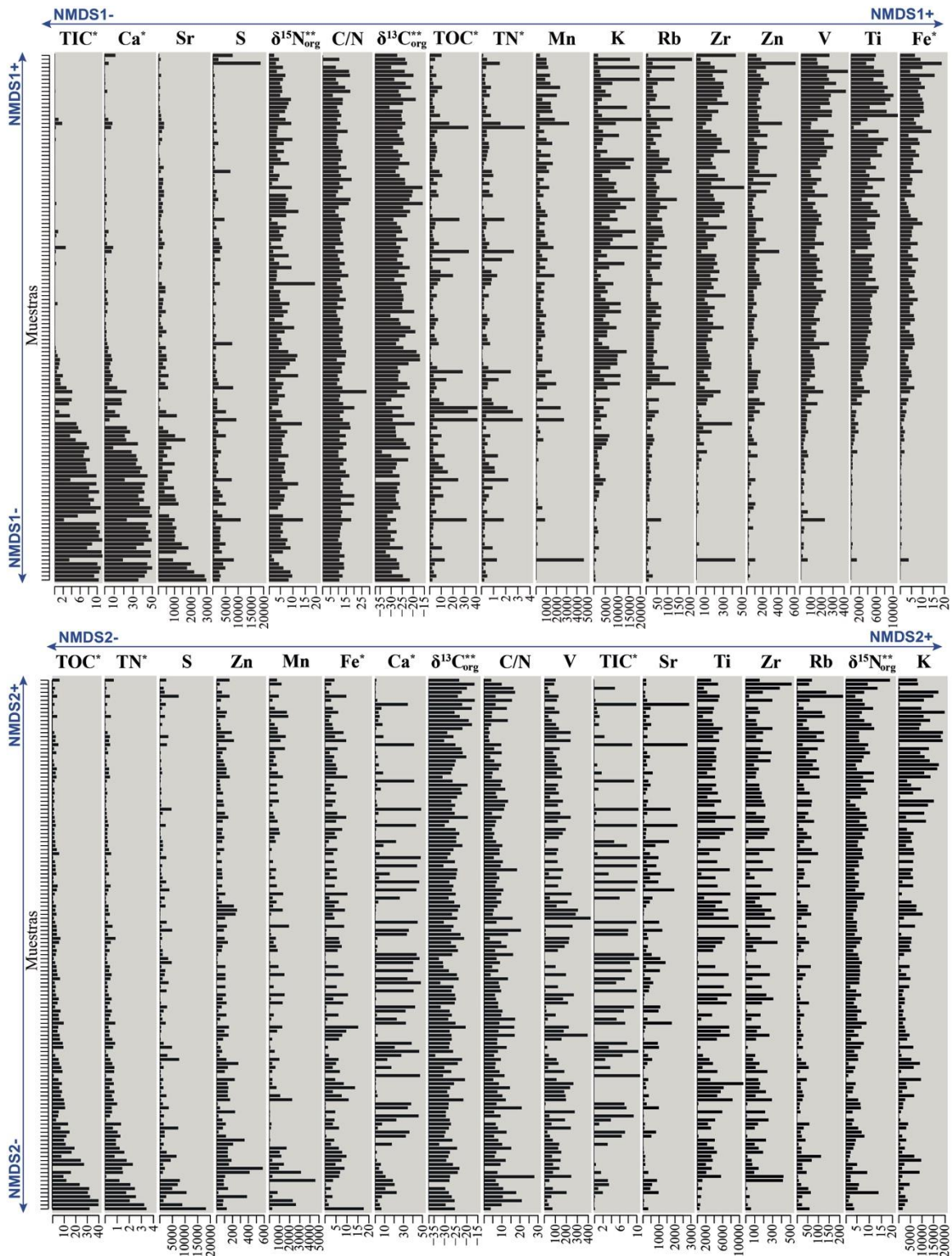


Figura 8. Concentraciones de los elementos y valores de variables geoquímicas detectados por XRF y por análisis geoquímicos de carbono y nitrógeno. Las variables con un asterisco están representadas en porcentaje (%), las de dos asteriscos en partes por mil (‰) y el resto en partes por millón (ppm). Nota: el cociente C/N no tiene unidades. Las muestras y las variables geoquímicas están organizadas de acuerdo con sus puntajes en los ejes NMDS1 (arriba) y NMDS2 (abajo).

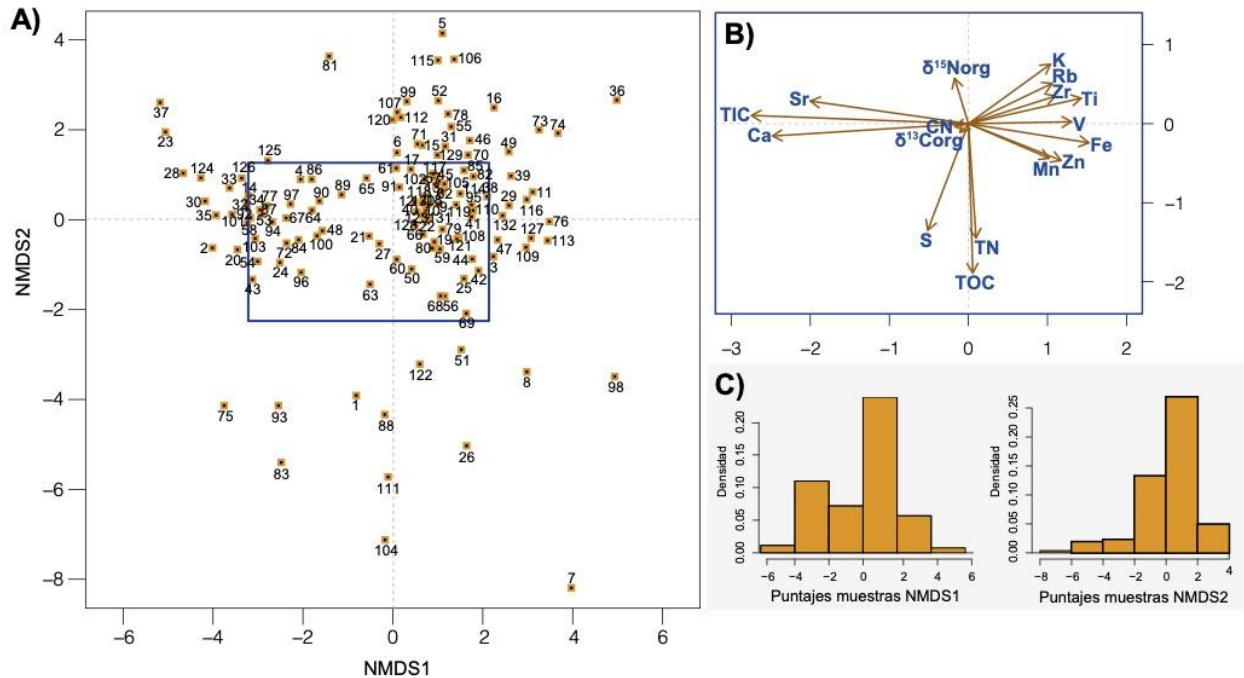


Figura 9. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la composición geoquímica. **(A)** Ordenación de los puntajes de muestras; el rectángulo azul representa el panel B. **(B)** Detalle de los vectores basados en promedios ponderados de cada variable geoquímica. **(C)** Distribución de frecuencias de los puntajes de muestras en los ejes NMDS1 (izquierda) y NMDS2 (derecha). Los números identifican los nombres de los lagos incluidos en este estudio (Apéndice 1).

7.1.2. Polen

7.1.2.1. Ensamblajes palinológicos

Los datos polínicos conformados por los porcentajes de la suma de polen de los 132 sitios de estudio incluyeron un total de 176 taxones (Fig. 10). Los taxones más representativos en los espectros de polen, en orden decreciente, fueron *Pinus* (0-631.6 %, media 46.98 %), Moraceae (0-431.8 %, media 23.83 %), Poaceae (0-95.2 %, media 21.04 %), *Quercus* (0-266.1 %, media 19.98 %), Melastomataceae (0-59.7 %, media 7.76 %), Asteraceae *tubuliflorae* (0-30.9 %, media 7.12 %), *Alnus* (0-100 %, media 6.73 %), *Ambrosia* (0-87.3 %, media 4.75 %), Amaranthaceae (0-71.4 %, media 4.34 %) y *Celtis* (0-20.6 %, media 3.05 %). Todos estos presentes en más de la mitad de las muestras. Otros taxones también fueron persistentes, aunque en porcentajes más bajos: *Cupressus/Juniperus* (0-41.3 %, media 2.19 %), *Bursera* (0-26 %, media 1.92 %), *Cecropia* (0-15.29 %, media 1.72 %), Euphorbiaceae (0-9.5 %, media 1.67 %), Fabaceae (0-22.9 %, media 1.66 %), Caesalpiniaceae (0-14.6 %,

media 1.66 %), *Brosimum* (0-33.6 %, media 1.62 %), *Ficus* (0-23.5 %, media 1.55 %), *Myrica* (0-19.8 %, media 1.22 %), *Thypha* (0-24.9 %, media 1.16 %), Brassicaceae (0-24.7 %, media 1.15 %), *Trema* (0-19.6 %, media 1.13 %), Rubiaceae (0-15.5 %, media 1.12 %), Convolvulaceae (0-7.6 % media 1.08 %) y *Mimosa* (0-9.5 %, media 1.07 %). El resto de los tipos polínicos estuvieron subrepresentados, con porcentajes promedio < 1% (Apéndice 2). Entre ellos, taxones como *Dalea*, *Phyllanthus*, *Calophyllum*, *Ricinus*, *Plantago*, *Goupia*, *Erythroxylum* *Anthurium*, *Bertiera*, *Cochlospermum*, *Commiphora*, *Cuphea*, *Fuschia*, *Salix*, *Symphonia*, *Arenaria*, *Astronium*, *Cestrum*, *Heisteria*, *Capparis*, *Dyospiros*, Lecythidaceae, Cunoniaceae, Dilleniaceae, Gentianaceae y Geraniaceae solo estuvieron presentes en una sola localidad (Apéndice 2).

7.1.2.2. Ordenación basada en los ensambles palinológicos (DCA)

La ordenación del DCA basado en los datos palinológicos mostró las relaciones de los taxones polínicos y los sitios a lo largo de cuatro ejes (Cuadro 2). Los primeros dos ejes de la ordenación (DCA1 y DCA2) tuvieron valores propios de 0.50 y 0.26, con longitudes de 3.02 y 2.42 desviaciones estándar (DE), respectivamente. Los puntajes de los taxones variaron entre -3.00 y 3.78 en el DCA1, mientras que en el DCA2 variaron entre -7.47 y 2.20 (Cuadro 2; Fig. 11a). Los puntajes de las muestras oscilaron entre -1.28 y 1.73 para el DCA1, y entre -0.49 y 1.92 en el DCA2 (Cuadro 2; Fig. 11b).

Cuadro 2. Resultados numéricos del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) aplicado a la base de datos palinológicos.

Atributo	DCA1	DCA2	DCA3	DCA4
Valores propios	0.5068	0.2639	0.2133	0.1611
Longitud del eje (DE)	3.0241	2.421	2.3316	2.9097
Puntaje mínimo para los taxones	-3.008	-7.4779	-2.9212	-2.7403
Puntaje máximo para los taxones	3.7899	2.2034	2.4647	4.2466
Puntaje mínimo para las muestras	-1.2849	-0.4957	-1.2795	-1.5477
Puntaje máximo para las muestras	1.7393	1.9252	1.0521	1.362

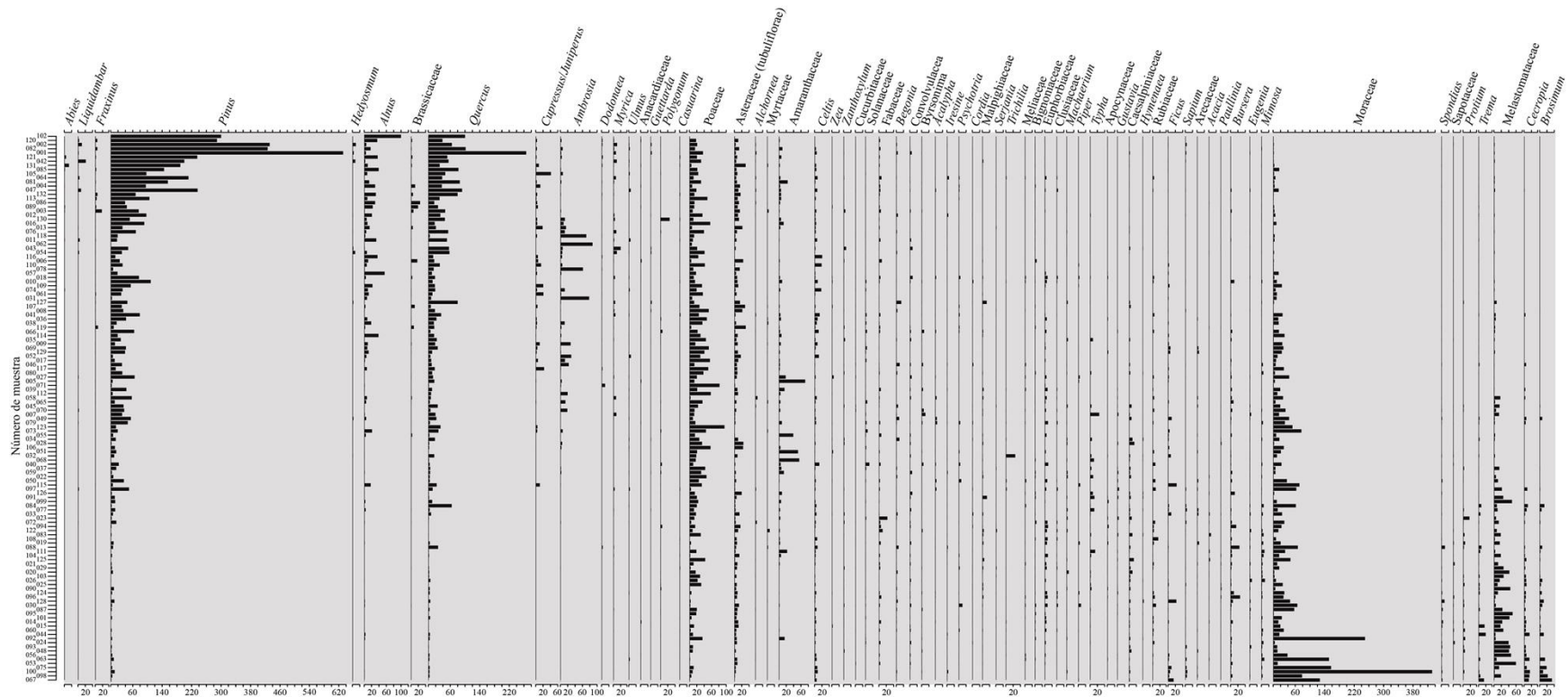


Figura 10. Porcentajes de los taxones más representativos en los espectros de polen. Se muestran los taxones con una presencia mínima de 1% en al menos diez muestras. En el Apéndice 1 se presenta la correspondencia entre el nombre de cada lago y su número de muestra.

A lo largo del DCA1, taxones como *Brosimum*, *Cecropia*, Melastomataceae, *Trema*, *Protium*, *Spondias* y Moraceae tuvieron puntajes positivos, mientras que *Abies*, *Myrica*, *Cupressus/Juniperus*, *Quercus*, *Alnus*, *Pinus*, *Fraxinus* y *Liquidambar* tuvieron puntajes negativos (Fig. 11a). En relación con el DCA2, en el lado positivo del eje se colocaron *Ambrosia*, *Ficus*, *Cupressus/Juniperus*, Moraceae, *Brosimum*, Solanaceae, Asteraceae-*tubuliflorae* y Poaceae, mientras que en el lado negativo se acomodaron *Pinus*, *Quercus*, *Machaerium*, *Liquidambar*, *Begonia*, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Thypha*, *Fraxinus*, Bignoniaceae, Convolvulaceae, Malpighiaceae, Brassicaceae y *Myrica*, entre otros (Fig. 11a). En términos de la ordenación de muestras en el espacio definido por los dos primeros ejes del DCA, estas presentan la mayor parte de su variabilidad a lo largo del DCA1 (Fig. 11b). A lo largo del DCA2, las muestras se caracterizan por puntajes cercanos al origen, a excepción de cuatro sitios que obtuvieron puntajes > 1 en este eje (Fig. 11b).

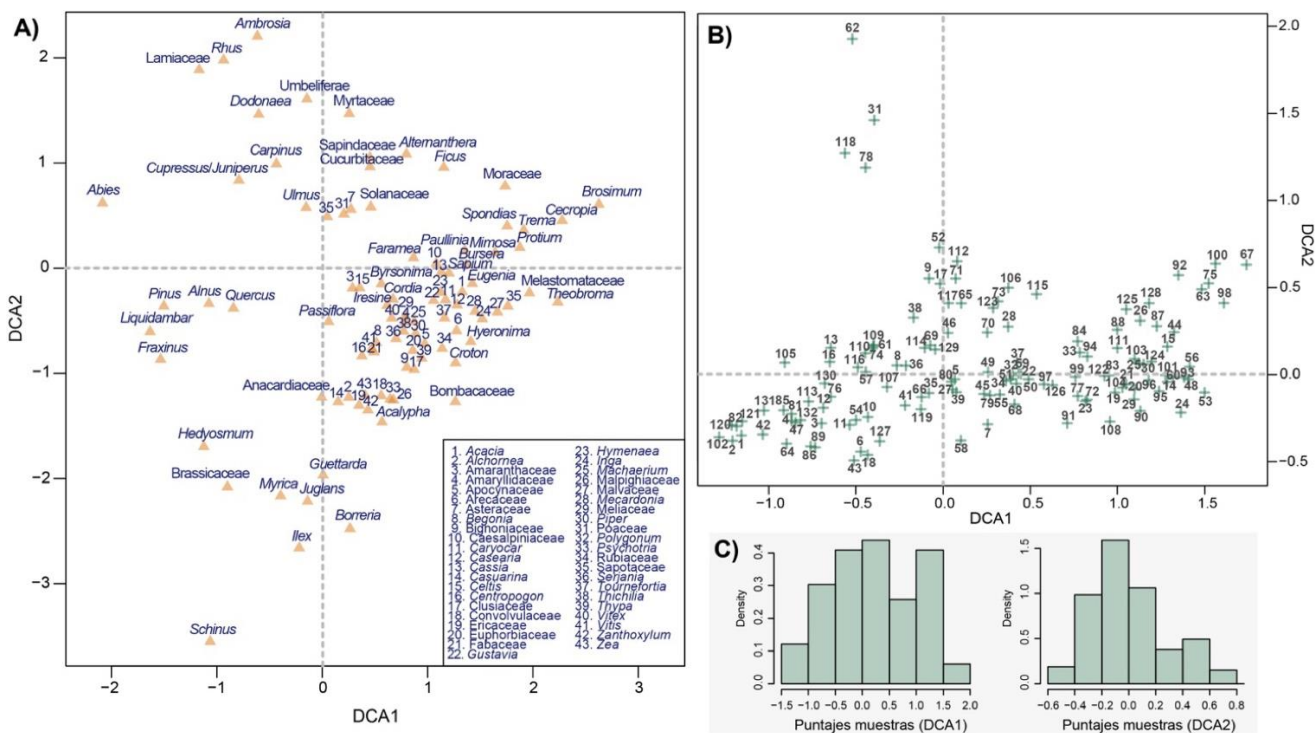


Figura 11. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) basado en los porcentajes de polen. (A) Ordenación de los taxones. (B) Ordenación de las muestras. (C) Distribución de los puntajes de las muestras en DCA1 (izquierda) y DCA2 (derecha). Los números identifican los nombres de los lagos incluidos en este estudio (Apéndice 1).

7.2. Variables ambientales

7.2.1. Clima

El PCA basado en las 19 variables bioclimáticas de WorldClim resumió el espacio climático en términos de dos ejes que explican una cantidad de varianza equivalente a 14 de las variables originales (Fig. 12a-b). Los primeros dos componentes principales (PC1 y PC2) fueron estadísticamente significativos bajo el modelo de *broken-stick* (varilla rota) y en conjunto explicaron el 73.53 % de la varianza total contenida en el conjunto de datos climáticos (PC1, 53.73 %; PC2, 20.80 %). El eje 3 explicó un 12.37 % adicional y también fue significativo. El resto de los componentes principales no fueron significativos (Fig. 12b).

Los grupos de vectores correspondientes a las variables de temperatura (BIO1, BIO5, BIO6, BIO8, BIO9, BIO10 y BIO11) y a las de precipitación (BIO12, BIO13, BIO14, BIO16, BIO17, BIO18 y BIO19) se acomodaron en el extremo positivo del PC1, segregándose a lo largo del PC2 (Fig. 12a). Hacia el extremo negativo del PC1 se ordenaron los vectores de estacionalidad (BIO2, BIO4, BIO7 y BIO15), los cuales se correlacionaron negativamente con las variables de precipitación, dadas sus coordenadas positivas a lo largo del PC2 (Fig. 12a).

Los puntajes más positivos en el PC1 se corresponden con sitios con temperaturas más altas y niveles mayores de precipitación (*e.g.*, el sur de la península de Yucatán) (Fig. 12c). Los valores más negativos en el PC1 se corresponden con sitios más fríos y secos (*e.g.*, las zonas montañosas de México y la Cordillera Centroamericana). En términos de PC2, los puntajes positivos se asocian con sitios más cálidos, secos y de mayor estacionalidad, mientras que los puntajes negativos se corresponden con sitios con alta precipitación y una estacionalidad menos marcada (Fig. 12d). El gradiente climático representado por el PC2 se puede observar claramente en la península de Yucatán (Fig. 12d).

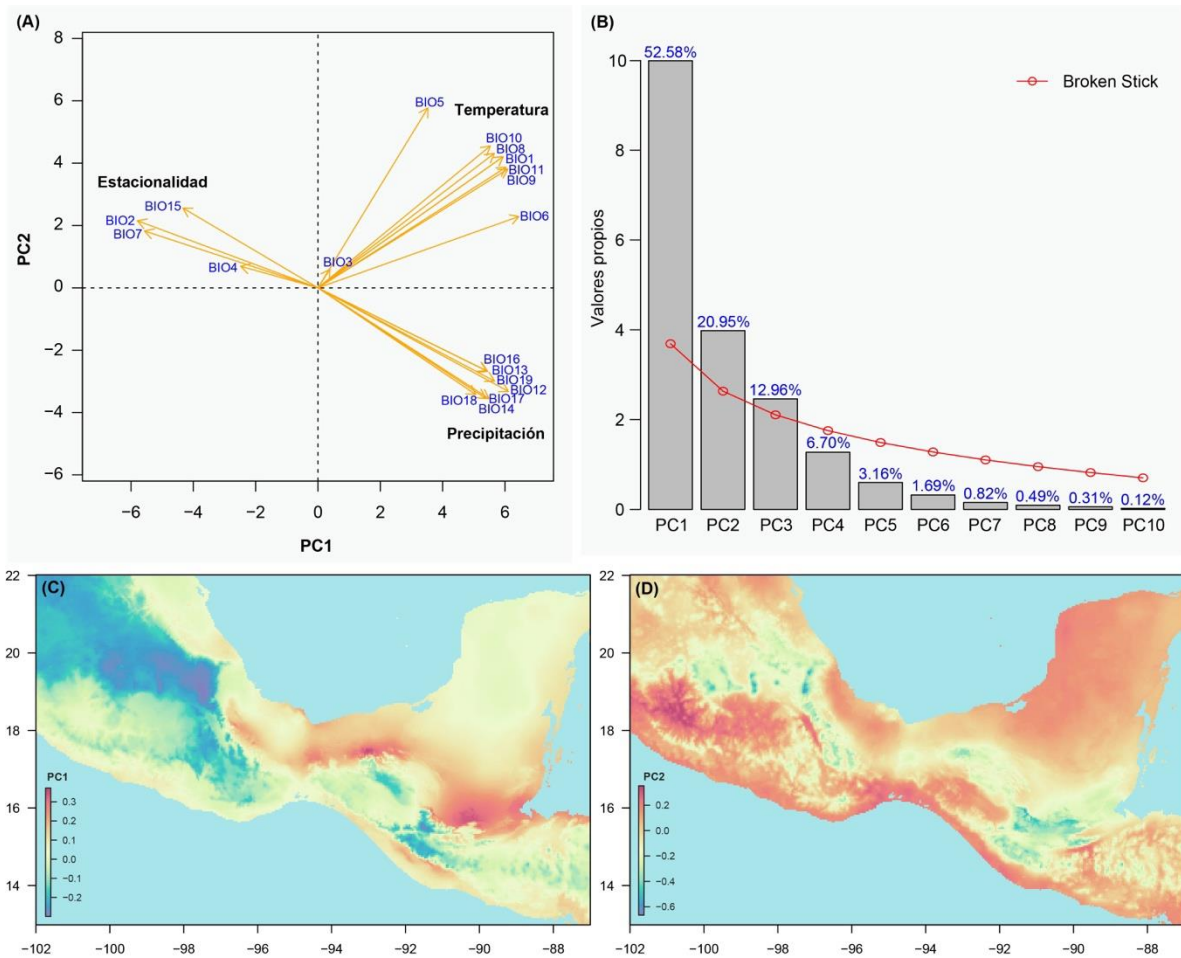


Figura 12. Resultados del análisis de componentes principales (PCA) basado en las variables bioclimáticas (BIO1-BIO19) de WorldClim. **(A)** Espacio bidimensional generado por el PCA; los nombres de cada variable bioclimática se muestran en el Cuadro 1. **(B)** Modelo *brocken-stick* (varilla rota); las barras representan los valores de varianza observados y la línea roja representa los valores mínimos esperados; las cifras en azul indican el porcentaje de varianza explicada de cada componente. **(C)** Ráster climático generado con los puntajes del PC1. **(D)** Ráster climático generado con los puntajes del PC2.

Los puntajes del PC1 para las localidades estudiadas variaron entre -0.297 y 0.277 (Fig. 13a). Los sitios ubicados en la parte sur de la península de Yucatán presentaron valores más positivos de PC1, mientras que los sitios de la zona montañosa del centro de México obtuvieron los puntajes más negativos (Fig. 13d). Este patrón se pudo observar en la ordenación de datos palinológicos (DCA) a través de una asociación directa de los puntajes de PC1 con los de DCA1 (Fig. 13c). En el DCA2, los sitios con puntajes más positivos se caracterizaron por puntajes bajos del PC1, mientras que la parte negativa de este mismo eje estuvo inversamente asociada con los puntajes del PC1 (Fig. 13d).

Los puntajes del PC2 para las localidades estudiadas variaron entre -0.510 y 0.254 (Fig. 13a). El PC2 fue mayor en sitios presentes en el norte de la península de Yucatán y en la zona costera del Pacífico (Fig. 13e). Con respecto a los puntajes de PC2, la mayoría de los sitios con puntajes positivos en el DCA1 tendieron a presentar puntajes altos de PC2. Por el contrario, los sitios con puntajes negativos tuvieron en su mayoría puntajes bajos de PC2. En el DCA2 solamente se observó una disminución de los puntajes de PC2 en la parte negativa del eje (Fig. 13c).

En la ordenación de los datos geoquímicos (NMDS), los puntajes de PC1 y PC2 no mostraron ningún patrón evidente (Fig. 13b).

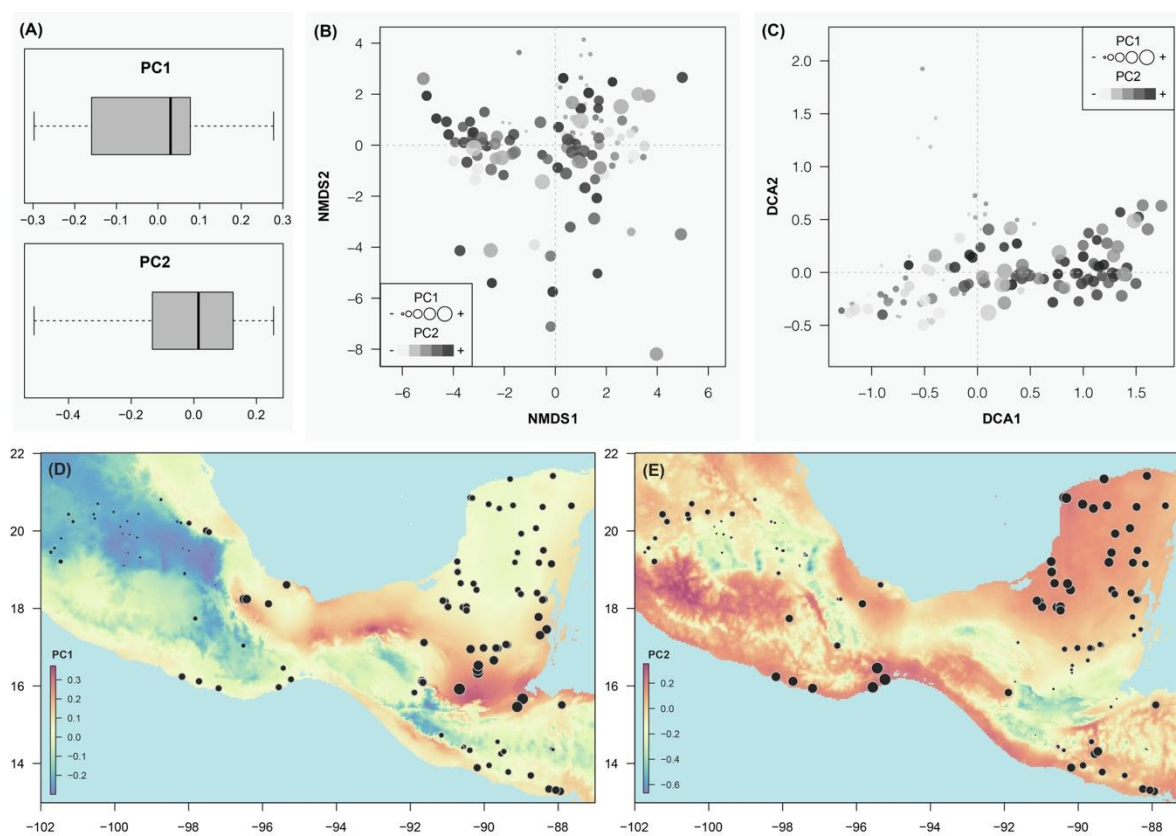


Figura 13. Resultados del análisis de la variabilidad climática basado en el PCA. (A) Diagramas de caja y bigote para los puntajes del PC1 y del PC2. (B) Puntajes de muestra de la ordenación geoquímica (NMDS) representando los puntajes del PC1 (por tamaño) y PC2 (por escala de grises). (C) Puntajes de muestra de la ordenación palinológica (DCA) representando los puntajes del PC1 (por tamaño) y PC2 (por escala de grises). (D) Ráster climático que muestra los valores de PC1 de cada sitio de estudio (puntos) escalados (en tamaño) con respecto al sitio con el valor de PC1 más alto. (E) Ráster climático que muestra los valores de PC2 de cada sitio de estudio (puntos) escalados (en tamaño) con respecto al sitio con el valor de PC2 más alto.

7.2.2. Vegetación

El $NDVI_{promedio}$ varió entre 2726 (menor vigor) y 7896 (mayor vigor) (Fig. 14a). Los sitios de la península de Yucatán tendieron hacia valores más altos de $NDVI_{promedio}$ que los del centro de México (Fig. 14d). Este patrón se pudo observar en la ordenación palinológica (DCA) a través de una asociación directa del vigor de la vegetación (valores altos de $NDVI_{promedio}$) con los puntajes de DCA1 (Fig. 14c). El DCA2 no presentó un patrón claro con respecto a los valores de $NDVI_{promedio}$. En la ordenación de datos geoquímicos (NMDS), se observaron valores altos de $NDVI_{promedio}$ en los extremos del NMDS1 y una relación negativa con NMDS2 (Fig. 14b).

Los valores de estacionalidad del NDVI variaron entre 617.8 (menor estacionalidad) y 4186.8 (mayor estacionalidad) (Fig. 14a). Los sitios con valores más altos de $NDVI_{estacionalidad}$ se ubican cerca de las costas del Pacífico y Centroamérica, la parte más oriental del centro de México y la parte norte de la península de Yucatán (Fig. 14e). Sobre el NMDS de los datos geoquímicos, se observó una asociación positiva entre el NMDS2 y el $NDVI_{estacionalidad}$ (Fig. 14b). El NMDS1 no mostró ningún patrón claro con relación a la estacionalidad de la vegetación. En términos del DCA de los datos palinológicos, los sitios ubicados cerca de la ordenada de origen en el DCA1 tuvieron valores más altos de $NDVI_{estacionalidad}$ (Fig. 14c).

7.2.3. Impacto humano

Los valores del HII oscilaron entre 7 (menor impacto humano) y 50 (mayor impacto humano), con la mayoría de los sitios ubicados entre valores de 18 y 25 (Fig. 15a). Geográficamente, varios sitios presentes en la península de Yucatán presentaron valores bajos del HII (Fig. 15b). El único patrón que se identificó en términos de las ordenaciones fue una asociación positiva con el NMDS2 de los datos geoquímicos (Fig. 15c).

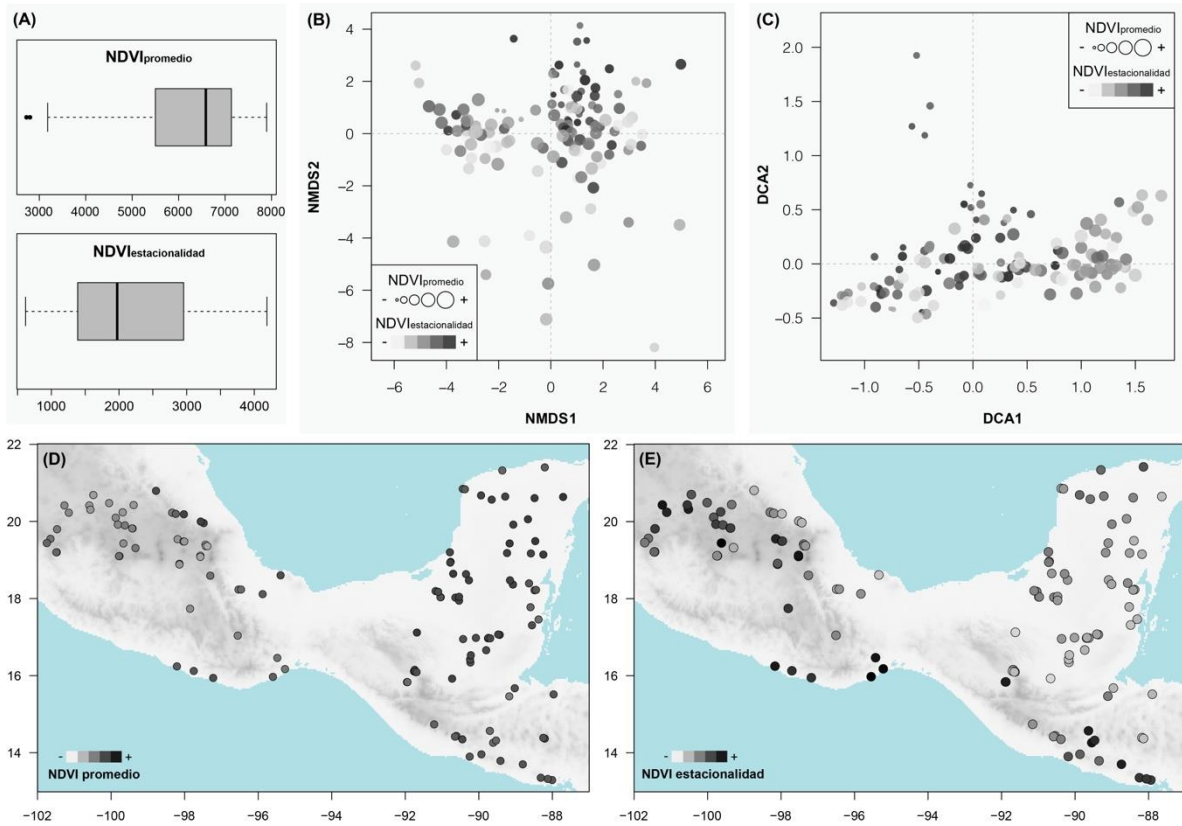


Figura 14. Resultados del análisis de la vegetación basado en el promedio y el componente estacional del NDVI. **(A)** Diagramas de caja y bigote para $NDVI_{promedio}$ y $NDVI_{estacionalidad}$. **(B)** Puntajes de muestra de la ordenación geoquímica (NMDS) representando los valores de $NDVI_{promedio}$ (por tamaño) y $NDVI_{estacionalidad}$ (por escala de grises). **(C)** Puntajes de muestra de la ordenación palinológica (DCA) representando los valores de $NDVI_{promedio}$ (por tamaño) y $NDVI_{estacionalidad}$ (por escala de grises). **(D)** Mapa que muestra los valores del $NDVI_{promedio}$ de cada sitio de estudio (puntos) escalados con respecto al valor de $NDVI_{promedio}$ más alto. **(E)** Mapa que muestra los valores del $NDVI_{estacionalidad}$ de cada sitio de estudio (puntos) escalados con respecto al valor de $NDVI_{estacionalidad}$ más alto.

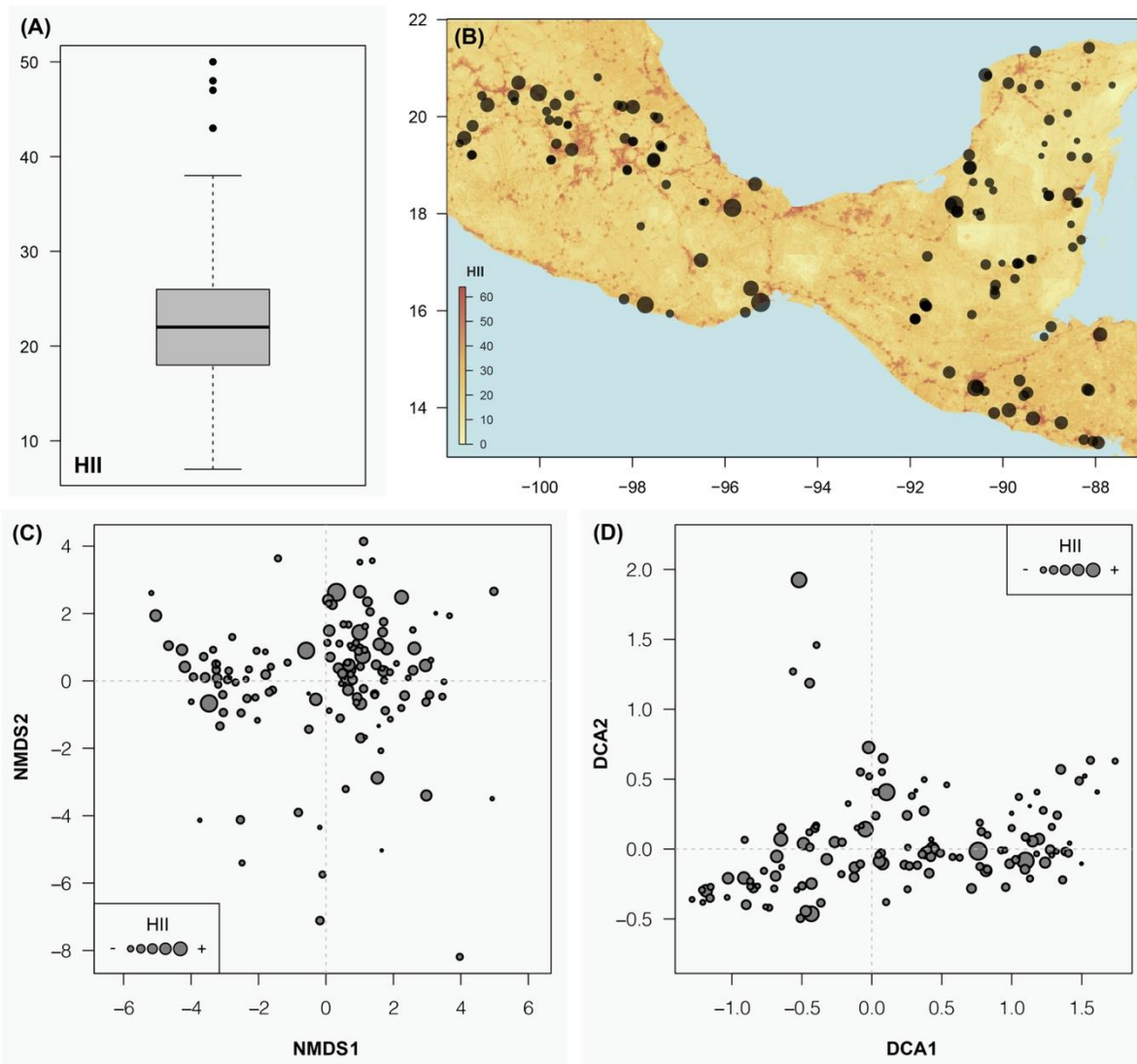


Figura 15. Resultados del impacto humano medido por medio del HII. **(A)** Diagramas de caja y bigote para los valores del HII. **(B)** Mapa de impacto humano que muestra los valores del HII de cada sitio de estudio (puntos) escalado (en tamaño) con respecto al valor del HII más alto. **(C)** Puntajes de muestra de la ordenación geoquímica (NMDS) representando los valores del HII. **(D)** Puntajes de muestra de la ordenación palinológica (DCA) representando los valores del HII.

7.2.4. Topografía

La elevación varió entre 0 (el nivel medio del mar) y 4,242 m s.n.m. y la pendiente varió entre 0.16 y 21.47° (Fig. 16a). En general, los sitios ubicados en el centro de México y las montañas adyacentes de la península de Yucatán y Centroamérica tuvieron los valores más altos de elevación y pendiente. Por el contrario, la mayoría de los sitios ubicados en la península de Yucatán, así como los sitios muestreados en las costas del Pacífico mostraron los valores más bajos de elevación y pendiente (Figs. 16d-e). Este patrón se pudo observar en la ordenación de datos palinológicos (DCA) a través de una asociación negativa de los valores de elevación y pendiente con los puntajes del DCA1 (Fig. 16c). En el DCA2, se observó un incremento en los valores de elevación y pendiente desde el origen de la ordenación hacia los puntajes negativos de este eje (Fig. 16c). En la ordenación de los datos geoquímicos (NMDS) se observó que los sitios con valores altos de elevación y pendiente quedaron ubicados entre los valores de 0 y 4 del NMDS1, mientras que, hacia el lado negativo del mismo eje, se ordenaron principalmente los sitios con valores menores de elevación y pendiente. En el NMDS2 no se distinguió ningún patrón de elevación ni de pendiente (Fig. 16b).

7.2.5. Geología

En la categoría SC (rocas sedimentarias carbonatadas) de la clasificación geológica se incluyeron 66 localidades donde las rocas carbonatadas como la caliza, la coquina, la marga y la dolomía son abundantes (Fig. 17c). La mayor parte de los sitios de esta categoría se encuentran principalmente en la península de Yucatán y solo dos se ubican en el centro de México. La categoría SS (rocas sedimentarias siliciclásticas) incluyó 10 sitios representados por rocas sedimentarias detríticas como lutitas, areniscas y conglomerados, incluyendo los depósitos aluviales (Fig. 17c). La categoría IP (rocas ígneas plutónicas) incluyó seis sitios dominados por rocas plutónicas que contienen cuarzo (*e.g.*, granitos y rocas afines) (Fig. 17c). La categoría IV (rocas ígneas volcánicas) se conformó por 50 sitios donde dominaron los basaltos, andesitas, riolitas y dacitas. Estos sitios se localizaron principalmente en las zonas montañosas del centro de México y en la cordillera volcánica de Centroamérica (Fig. 17c).

En la ordenación de los datos geoquímicos (NMDS) se observó una mayor representación de sitios IV en el lado positivo del NMDS1, mientras que en el lado negativo se agruparon los sitios SC. Sin embargo, varios sitios SC también estuvieron presentes en el lado positivo del eje. El NMDS2 mostró una aglomeración de sitios con todas las categorías en el lado positivo, mientras que en el lado negativo del eje dominaron los sitios SC (Fig. 17a). En la ordenación de datos palinológicos (DCA) se distinguió un patrón consistente en que los sitios SC estuvieron mejor representados en el lado positivo del DCA1, mientras que los sitios IV lo estuvieron en el lado negativo (Fig. 17b). Los sitios IP y SS no mostraron patrones claros (Fig. 17b).

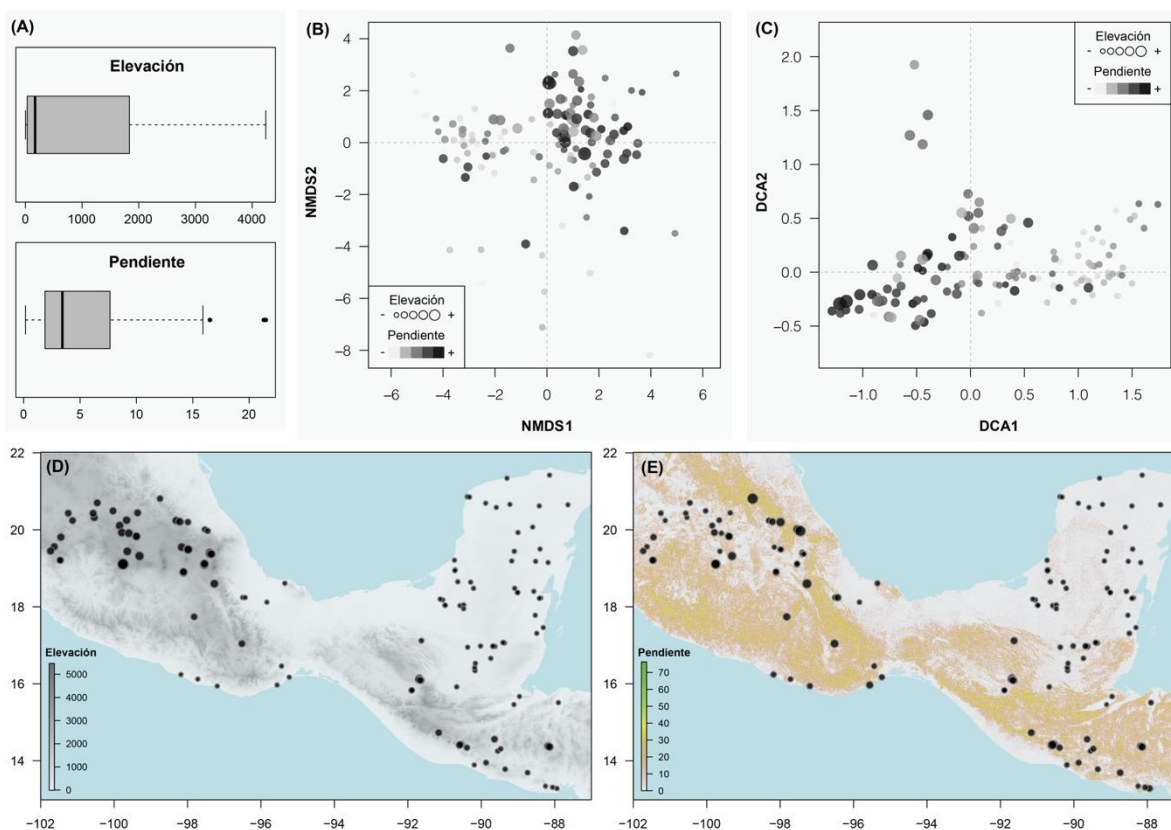


Figura 16. Resultados del análisis de la elevación y la pendiente de las localidades estudiadas. **(A)** Diagramas de caja y bigote para los valores de elevación y pendiente. **(B)** Puntajes de muestra de la ordenación geoquímica (NMDS) representando los valores de elevación (por tamaño) y pendiente (por escala de grises). **(C)** Puntajes de muestra de la ordenación palinológica (DCA) representando los valores de elevación (tamaño) y pendiente (escala de grises). **(D)** Mapa que muestra los valores de la elevación de cada sitio de estudio (puntos) escalados (por tamaño) con respecto al valor de elevación más alto. **(E)** Mapa que muestra los valores de la pendiente de cada sitio de estudio (puntos) escalados (por tamaño) con respecto al valor de pendiente más alto.

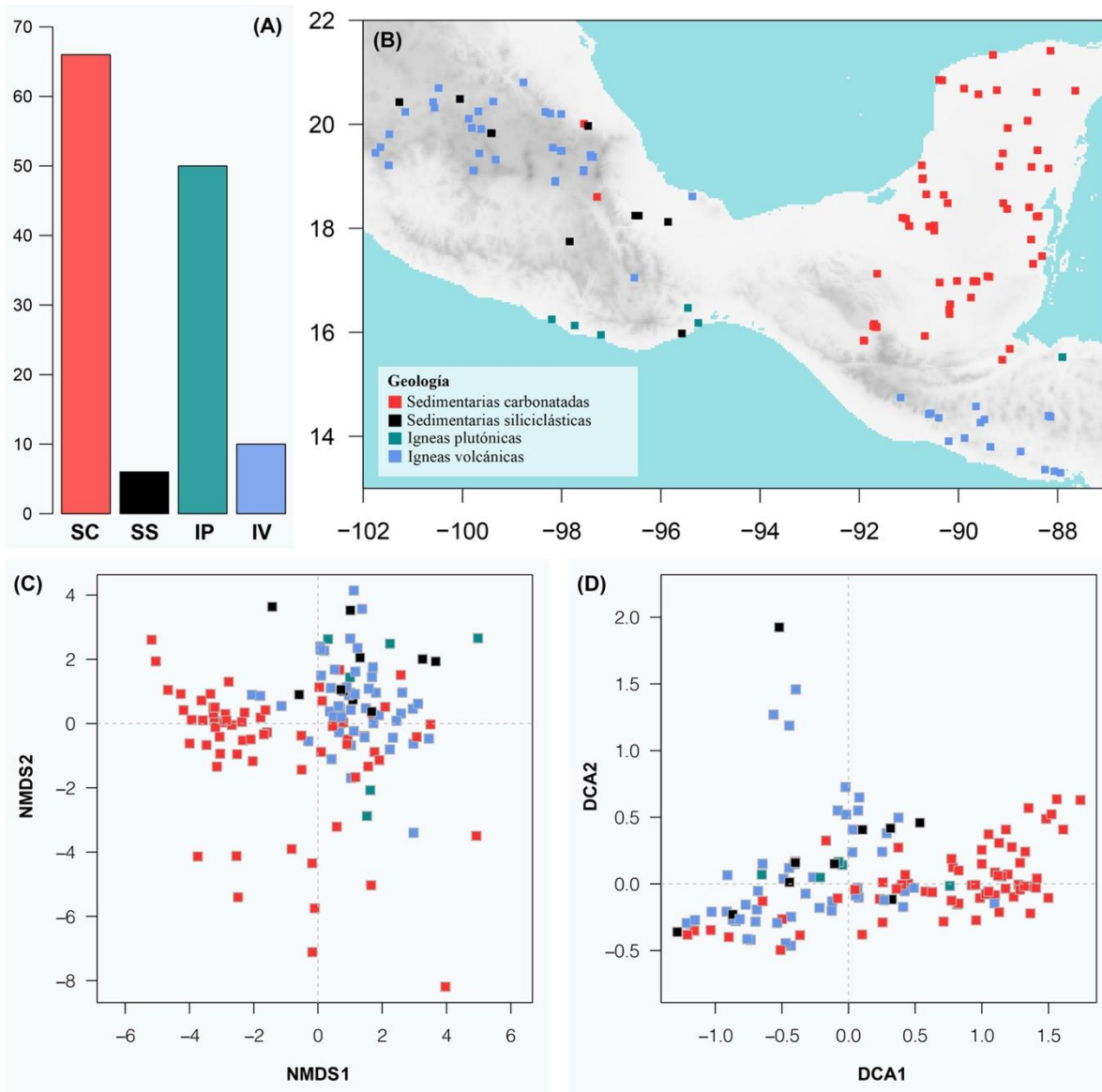


Figura 17. Geología de las localidades estudiadas. **(A)** Diagrama de barras que muestra la representación de cada categoría geológica en las muestras. **(B)** Mapa que ilustra los puntos de cada sitio de estudio de acuerdo con la categorización geológica. **(C)** Puntajes de muestra de la ordenación geoquímica (NMDS) representando la categorización geológica (por colores). **(D)** Puntajes de muestra de la ordenación palinológica (DCA) representando la categorización geológica (por colores). SC: sedimentarias carbonatadas; SS: sedimentarias siliciclásticas; IP: ígneas plutónicas; IV: ígneas volcánicas.

7.3. Modelos estadísticos

Los modelos utilizados para explicar los puntajes de las ordenaciones geoquímicas y palinológicas a partir de las variables ambientales fueron los siguientes:

- 1) Modelos NMDS1 (14 modelos; $AIC_{\text{mínimo}} = 543.14$): $NMDS1 \sim \text{Longitud} + PC1 + PC2 + NDVI_{\text{promedio}} + HII + \text{Elevación} + \text{Pendiente} + \text{Geología}$ (Fig. 18).
- 2) Modelos NMDS2 (21 modelos; $AIC_{\text{mínimo}} = 520.45$): $NMDS2 \sim \text{Longitud} + \text{Latitud} + PC1 + PC2 + NDVI_{\text{promedio}} + NDVI_{\text{estacionalidad}} + HII + \text{Elevación} + \text{Pendiente}$ (Fig. 19).
- 3) Modelos DCA1 (5 modelos; $AIC_{\text{mínimo}} = 198.05$): $DCA1 \sim \text{Longitud} + PC1 + PC2 + NDVI_{\text{promedio}} + NDVI_{\text{estacionalidad}} + HII + \text{Elevación} + \text{Pendiente}$ (Fig. 20).
- 4) Modelos DCA2 (4 modelos; $AIC_{\text{mínimo}} = 100.43$): $DCA2 \sim \text{Longitud} + \text{Latitud} + PC1 + PC2 + \text{Elevación} + \text{Pendiente}$ (Fig. 21).

La significancia estadística de los predictores en las regresiones múltiples de los puntajes geoquímicos (NMDS) en función de los atributos ambientales mostró que el eje 1 (modelo NMDS1 promediado) estuvo relacionado de manera positiva con la geología (IP, IV y SS), y negativa con el HII y la geología (SC) (Fig. 18b; Cuadro 3). El eje 2 (modelo NMDS2 promediado) estuvo relacionado de manera positiva solamente con el $NDVI_{\text{estacionalidad}}$ (Fig. 19; Cuadro 3).

La significancia estadística de los predictores en las regresiones múltiples de los puntajes palinológicos (DCA) en función de los atributos ambientales mostró que el eje 1 (modelo DCA1 promediado) estuvo relacionado de manera positiva con el $NDVI_{\text{promedio}}$, y negativa con el $NDVI_{\text{estacionalidad}}$, la pendiente, el PC1 y la elevación (Fig. 20; Cuadro 3). El eje 2 (modelo DCA2 promediado) estuvo relacionado de manera negativa con la pendiente y la longitud (Fig. 21; Cuadro 3).

Los residuos de los modelos NMDS1 y DCA1 presentaron una distribución normal (Figs. 18c y 20c) de acuerdo con los valores obtenidos en la prueba de Shapiro-Wilk ($w = 0.99$, $P = 0.29$ para el modelo NMDS1 promediado; $w = 0.98$, $P = 0.08$ para el modelo DCA1 promediado). Además, los modelos NMDS1 y DCA1 cumplieron con el supuesto de homocedasticidad (Figs. 18d y 20d). Por el contrario, los modelos NMDS2 y DCA2 no

cumplieron con el supuesto de homocedasticidad ni presentaron una distribución normal de sus residuos (Figs. 19 y 21c-d).

Cuadro 3. Modelos promediados para explicar los puntajes geoquímicos (modelos NMDS1 y NMDS2) y palinológicos (modelos DCA1 y DCA2) en función de las variables ambientales. Cada celda muestra el coeficiente estimado y su error estándar (en paréntesis). En negritas se destacan los valores significativos ($P < 0.05$). IP: Ígnea plutónica; IV: Ígnea volcánica; SS: Sedimentaria siliciclástica; * β_0 hace referencia a la Geología carbonatada (SC).

Variables explicativas	Modelo NMDS1	Modelo NMDS2	Modelo DCA1	Modelo DCA2
β_0	-1.58 (0.29)*	0 (0.15)	0.23 (0.04)	0.05 (0.03)
Longitud	-0.12 (0.24)	-0.52 (0.31)	0.13 (0.09)	-0.13 (0.04)
Latitud	-	0.09 (0.20)	-	0.01 (0.03)
PC1	0.45 (0.42)	0.20 (0.32)	-0.44 (0.14)	-0.04 (0.11)
PC2	-0.39 (0.39)	-0.04 (0.15)	-0.03 (0.09)	-0.03 (0.07)
NDVI _{promedio}	0.02 (0.11)	-0.37 (0.35)	0.19 (0.08)	-
NDVI _{estacionalidad}	-	0.54 (0.21)	-0.13 (0.06)	-
HII	-0.50 (0.18)	0.10 (0.15)	-0.04 (0.05)	-
Elevación	-0.31 (0.58)	-0.08 (0.23)	-0.58 (0.18)	-0.07 (0.15)
Pendiente	0.17 (0.22)	0.12 (0.22)	-0.23 (0.06)	-0.12 (0.04)
Geología (IP)	4.17 (0.93)	-	-	-
Geología (IV)	3.16 (0.52)	-	-	-
Geología (SS)	2.59 (0.76)	-	-	-

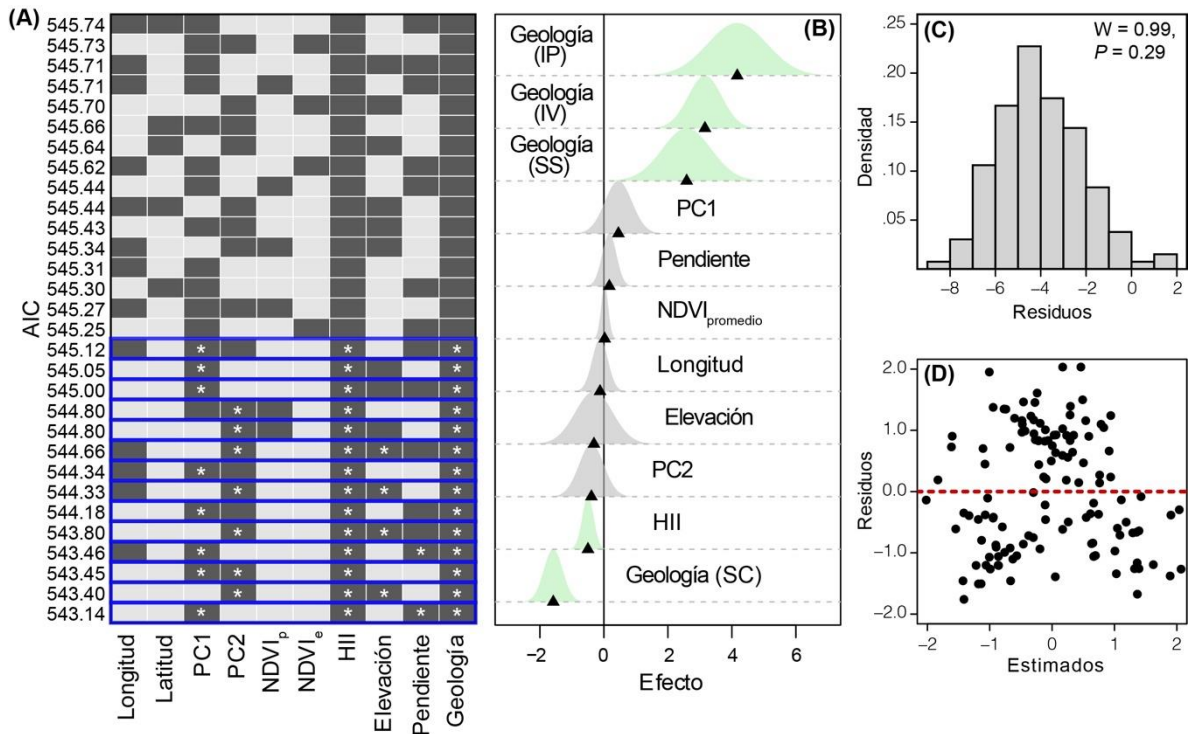


Figura 18. Modelos NMDS1. **(A)** Modelos NMDS1 ajustados y ordenados de acuerdo con su valor de AIC (rectángulo gris oscuro = variable presente, rectángulo gris claro = variable ausente). En azul se destacan los modelos que se promediaron. Los asteriscos blancos indican las variables significativas ($P < 0.05$). **(B)** Efectos de los atributos ambientales sobre los puntajes del NMDS1. Los colores indican la significancia de las variables explicativas; verde: significativo ($P < 0.05$), gris: no significativo ($P > 0.05$). **(C)** Distribución de los residuos del modelo promediado; W es el estadístico de normalidad de Shapiro-Wilk y P es la significancia de la prueba. **(D)** Gráfico de los residuos frente a los valores estimados para observar la homocedasticidad. IP: Ígnea plutónica; IV: Ígnea volcánica; SS: Sedimentaria siliciclástica; SC: Sedimentaria carbonatada.

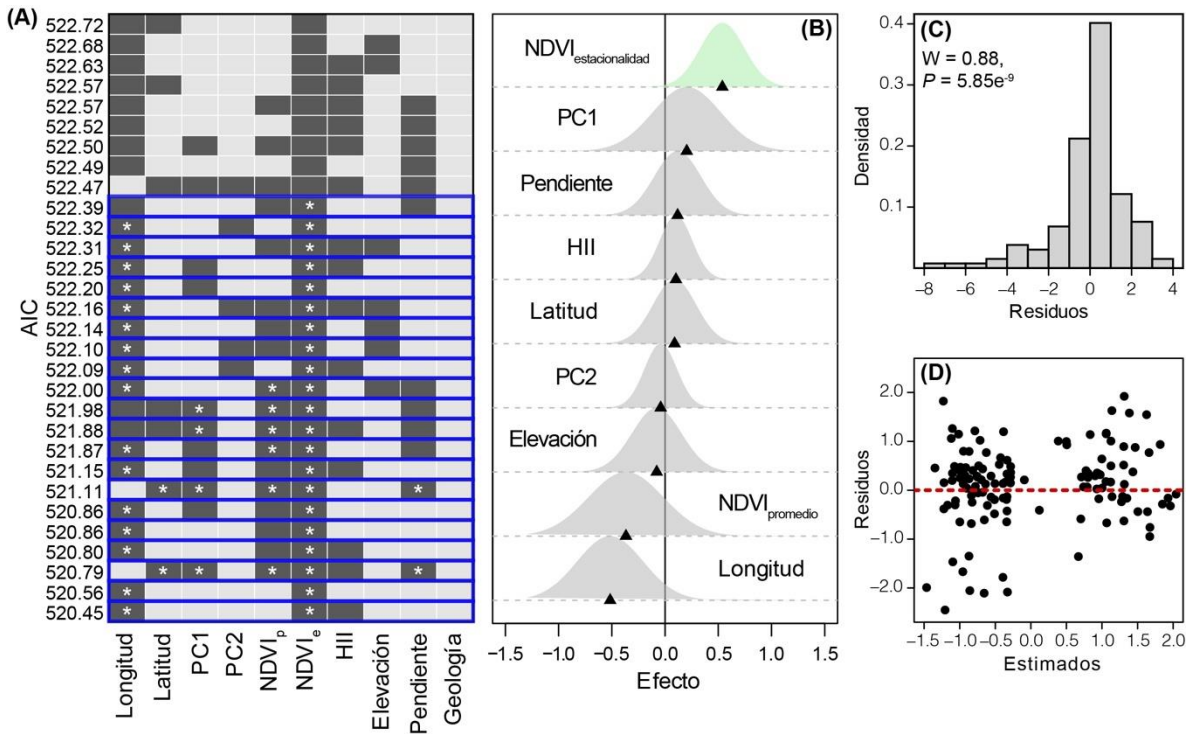


Figura 19. Modelos NMDS2. **(A)** Modelos NMDS2 ajustados y ordenados de acuerdo con su valor de AIC (rectángulo gris oscuro = variable presente, rectángulo gris claro = variable ausente). En azul se destacan los modelos que se promediaron. Los asteriscos blancos indican las variables significativas ($P < 0.05$). **(B)** Efectos de los atributos ambientales sobre los puntajes del NMDS2. Los colores indican la significancia de las variables explicativas; verde: significativo ($P < 0.05$), gris: no significativo ($P > 0.05$). **(C)** Distribución de los residuos del modelo promediado; W es el estadístico de normalidad de Shapiro-Wilk y P es la significancia de la prueba. **(D)** Gráfico de los residuos frente a los valores estimados para observar la homocedasticidad.

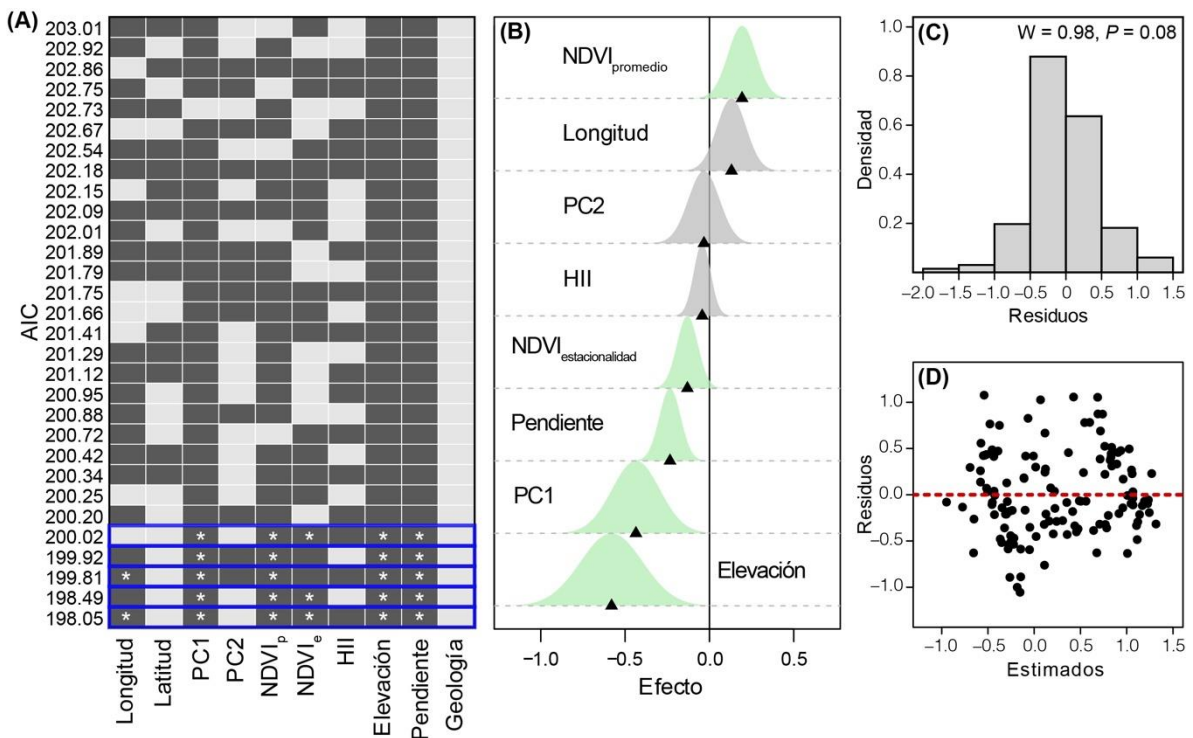


Figura 20. Modelos DCA1. **(A)** Modelos DCA1 ajustados y ordenados de acuerdo con su valor de AIC (rectángulo gris oscuro = variable presente, rectángulo gris claro = variable ausente). En azul se destacan los modelos que se promediaron. Los asteriscos blancos indican las variables significativas ($P < 0.05$). **(B)** Efectos de los atributos ambientales sobre los puntajes del DCA1. Los colores indican la significancia de las variables explicativas; verde: significativo ($P < 0.05$), gris: no significativo ($P > 0.05$). **(C)** Distribución de los residuos del modelo promediado; W es el estadístico de normalidad de Shapiro-Wilk y P es la significancia de la prueba. **(D)** Gráfico de los residuos frente a los valores estimados para observar la homocedasticidad.

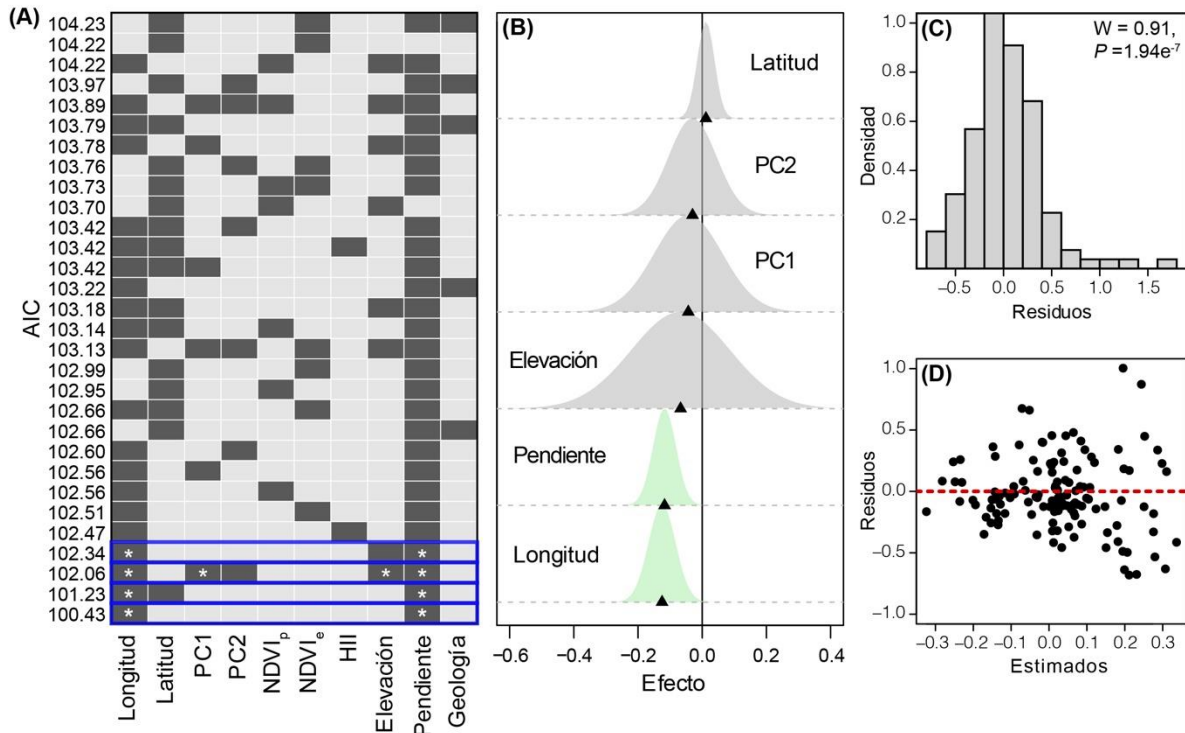


Figura 21. Modelos DCA2. **(A)** Modelos DCA2 ajustados y ordenados de acuerdo con su valor de AIC (rectángulo gris oscuro = variable presente, rectángulo gris claro = variable ausente). En azul se destacan los modelos que se promediaron. Los asteriscos blancos indican las variables significativas ($P < 0.05$). **(B)** Efectos de los atributos ambientales sobre los puntajes del DCA2. Los colores indican la significancia de las variables explicativas; verde: significativo ($P < 0.05$), gris: no significativo ($P > 0.05$). **(C)** Distribución de los residuos del modelo promediado; W es el estadístico de normalidad de Shapiro-Wilk y P es la significancia de la prueba. **(D)** Gráfico de los residuos frente a los valores estimados para observar la homocedasticidad.

8. DISCUSIÓN

8.1. Indicadores sedimentarios

8.1.1. Indicadores geoquímicos

8.1.1.1. Composición geoquímica de los sedimentos

Los elementos Ca, Fe, K, Ti, S, Mn, Sr, Zr, V, Zn y Rb, ordenados aquí por su abundancia en las muestras analizadas, fueron los elementos mejor representados en los resultados del análisis de XRF. Estos elementos representan los principales componentes de la corteza continental superior y en general sus concentraciones superan las 100 ppm (White, 2013). La única excepción la constituye el Ba, un elemento reportado en concentraciones altas en la corteza, pero representado pobremente en las muestras analizadas. K, Rb y Zr son abundantes en rocas ígneas, tanto plutónicas como volcánicas, mientras que Fe, Zn, V, y Ti son comunes solo en las últimas (Faure, 1997). Las rocas carbonatadas, por su parte, son abundantes en Ca, S y Sr, mientras que las rocas sedimentarias siliciclásticas tienen concentraciones altas de Ca, K, Fe y Ti (Faure, 1997). Estos elementos son los principales materiales representados en los materiales parentales del área de estudio y por lo tanto ofrecen una explicación general de la frecuencia observada de los diferentes elementos en las muestras. Ca, Fe, C (como TIC), K y Ti fueron los elementos más abundantes, con concentraciones máximas de ~50.3, 17.3, 11.3, 2.0 y 1.1%, respectivamente (Fig. 8). En contraste, Ca y TIC estuvieron mejor representados en la plataforma carbonatada de la península de Yucatán, mientras que Fe estuvo representado en toda el área de estudio dada su alta abundancia en todo tipo de rocas (Albarède, 2009). Por su parte K y Ti son elementos comunes en la estructura de los feldespatos, el rutilo, y en los minerales de arcilla, todos ellos comunes en las rocas y en los subproductos de la meteorización (Marshall y Fairbridge, 1999; Calvert y Pedersen, 2007; Kylander *et al.*, 2011; White, 2018). Rb, Zn, V y Zr se detectaron en abundancias más bajas (Fig. 8), lo que refleja su especificidad con relación a ciertos minerales. Por ejemplo, el Zr se asocia principalmente al circón, un mineral accesorio de rocas graníticas (Milnes y Fitzpatrick, 1989), mientras que concentraciones de Rb de alrededor de 40 ppm han sido relacionadas con fuentes ígneas félsicas intermedias (Hernández-Hinojosa *et al.*, 2018). En cualquier caso, los elementos mencionados están

presentes en la mayoría de las muestras, de modo que la diferenciación entre localidades se expresa en términos de las diferencias en sus concentraciones.

Dado que la incorporación permanente de materiales orgánicos es parte de la naturaleza de los cuerpos de agua, C y N estuvieron representados en todas las localidades de estudio (Fig. 7). Debido a que estos dos elementos son los componentes básicos de las estructuras orgánicas, en general estuvieron correlacionados entre sí de manera positiva. En términos de su distribución regional, no se observaron patrones claros, dado que su presencia y su abundancia están mediadas por procesos biológicos usualmente de carácter local (Wetzel, 2001). La incorporación de C y N a los sedimentos depende de características como la productividad de los ecosistemas acuáticos y terrestres, mientras que su conservación depende de las condiciones de disponibilidad de oxígeno y de la temperatura del cuerpo lacustre (Wetzel y Likens, 2000). Así, abundancias altas de C y N tienden a estar asociadas a localidades con vegetación vigorosa, pero también pueden ser producto de cuerpos de agua eutrofizados. La profundidad del lago y sus patrones de mezcla, por su parte, definen la probabilidad de que la materia orgánica se conserve. Entre las localidades estudiadas, 50 tuvieron valores del cociente C/N > 12, valor que representa en teoría el umbral a partir del cual se identifica materia orgánica aportada por vegetación terrestre (Tyson, 1995; Lamb *et al.*, 2006). En contraste, 33 localidades tuvieron valores < 10, límite que define la materia orgánica derivada de la productividad lacustre (Meyers, 2003; Lamb *et al.*, 2006). El resto de las localidades (n = 49) obtuvieron valores para este cociente de entre 10 y 12 (Figs. 8 y 22), lo que implica la presencia de materia orgánica producida por una mezcla de fuentes autóctonas y alóctonas. Cabe resaltar que en ningún caso se hizo evidente un patrón de distribución geográfica de los valores del cociente C/N, lo que refuerza la idea de que la materia orgánica es una señal de carácter primordialmente local.

En la relación isotópica de carbono ($\delta^{13}\text{C}$), los valores inferiores a -20‰ son característicos de materia orgánica metabolizada a través de la ruta C₃, mientras que aquellos derivados de la ruta C₄ están por encima de -17‰ (O'Leary, 1988; Staddon, 2004; Lamb *et al.*, 2006; Kohn, 2010; Basu *et al.*, 2015; Fig. 22) o -19‰ como algunas gramíneas C₄ (Munroe *et al.*, 2021; Fig. 22). El 95% de las localidades estudiadas resultaron con valores por debajo de -20‰ y el resto de los sitios resultaron con valores por encima de -19‰ (Fig.

8), lo que implica una procedencia de metabolismo C₃ y C₄, respectivamente. En términos generales, las localidades con valores más negativos (metabolismo C₃) estuvieron ubicadas en la península de Yucatán y las áreas montañosas de Centroamérica, lo que sugiere una mayor contribución del metabolismo C₄ en el centro de México.

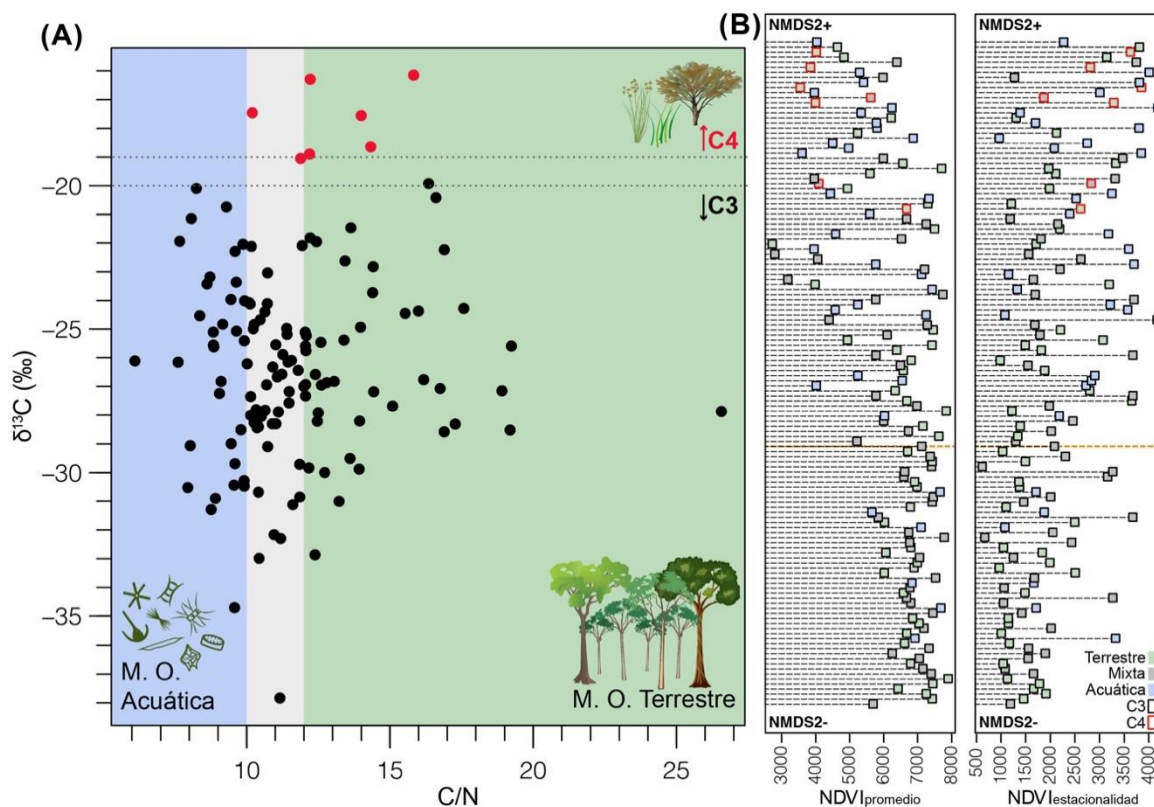


Figura 22. Fuentes de la materia orgánica en los sedimentos lacustres. (A) Valores generalizados de $\delta^{13}\text{C}$ y C/N de las principales fuentes de materia orgánica vegetal (de acuerdo con O'Leary, 1988; Meyers, 2003; Staddon, 2004; Lamb *et al.*, 2006; Kohn, 2010; Basu *et al.*, 2015; Munroe *et al.*, 2021). (B) Valores de las variables de vegetación (NDVI_{promedio} y NDVI_{estacionalidad}) a lo largo de los puntajes de NMDS2 representando con cuadrados de colores la proveniencia de la materia orgánica.

8.1.1.2. Señal geoquímica multivariada (NMDS)

El NMDS (Fig. 9) de los datos geoquímicos se definió en su primer eje (NMDS1) por la composición elemental mineral, mientras que su segundo eje (NMDS2) se definió principalmente por la geoquímica orgánica. En el NMDS1, la mayor abundancia de Fe, Ti, V, Zn, Zr, Rb, K, y Mn se observó en los sitios ubicados en la parte positiva del eje, mientras que los valores mayores de TIC, Ca y Sr se observaron en la parte negativa (Fig. 9). Otros estudios han reportado patrones similares (*e.g.*, Franco-Gaviria *et al.*, 2020; Olivares-Casillas

et al., 2021), los cuales han interpretado la asociación positiva entre Ti, Zr, K, Rb y Fe como un indicio de aporte detrítico derivado de procesos erosivos. Además, las correlaciones negativas del grupo de estos elementos con Ca, Sr y TIC han sido asociadas con la precipitación autigénica de carbonatos derivada de condiciones más secas. Sin embargo, dada la escala espacial de este estudio, es probable que la diferenciación de los elementos a lo largo de NMDS1 sea un resultado de la geología regional. Esta posibilidad se desprende del hecho de que las localidades ubicadas en la plataforma carbonatada de la península de Yucatán se ordenaron principalmente en el lado negativo del eje (Fig. 17), el cual estuvo caracterizado por Ca, Sr y TIC, lo que implica un carácter predominantemente detrítico de estos elementos. De manera contrastante, las localidades ubicadas sobre litologías ígneas y sedimentarias siliciclásticas se posicionaron principalmente en el lado positivo del mismo eje (Fig. 17), lo que resalta la composición regional de los materiales detríticos dominados por Fe, Ti, V, Zn, Zr, Rb, K y Mn.

Los puntajes negativos en el NMDS2 estuvieron caracterizados por altas concentraciones de TOC y TN, ambas asociadas con contenidos altos de materia orgánica (Wetzel y Likens, 2000; Meyers, 2003). Además, el lado negativo del NMDS2 también se caracterizó por concentraciones altas de S y Zn, dos elementos que son indicadores de condiciones anóxicas (Tribovillard *et al.*, 2006; Gross *et al.*, 2011; Algeo y Liu, 2020). Así, este eje permite la diferenciación entre las localidades altamente muy productivas y anóxicas hacia el extremo negativo, y las poco productivas y ricas en oxígeno hacia el extremo positivo (Franco-Gaviria *et al.*, 2020). Estas dos características guardan una estrecha relación ya que la materia orgánica abundante consume el oxígeno disponible en la columna de agua, mientras que las condiciones pobremente oxigenadas promueven su preservación en el sedimento (Meyers y Lallier-Vergès, 1999; Wetzel, 2001; Cohen, 2003). De hecho, las localidades con puntajes negativos en el NMDS2 estuvieron caracterizadas por valores en general más altos de $NDVI_{promedio}$ y más bajos de $NDVI_{estacionalidad}$ (Figs. 14 y 22), lo que sugiere una vegetación más productiva y perennifolia y, por lo tanto, un mayor aporte de materia orgánica autóctona a los cuerpos de agua (Cordero-Oviedo *et al.*, 2019). Sin embargo, la relación C/N indica una contribución tanto alóctona como autóctona a lo largo de todo el NMDS (Fig. 22). Se ha demostrado que la productividad primaria acuática aumenta en respuesta a una mayor entrada de materia orgánica terrestre disuelta (tDOM,

siglas en inglés) puesto que esta actúa como subsidio de nutrientes para los productores primarios (Brett *et al.*, 2017; Rivera-Vasconcelos *et al.*, 2018). De esta manera, la asimilación de tDOM por los productores primarios genera nueva materia orgánica autóctona. Por lo tanto, la productividad primaria autóctona también representó una fuente importante de materia orgánica en los lagos con puntajes negativos de NMDS2. Los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ más negativos apoyan la relación entre sitios con un mayor contenido de materia orgánica y una vegetación más vigorosa, así como una mayor productividad primaria lacustre, como se discutirá más adelante (Fig. 22).

El extremo positivo del NMDS2 estuvo caracterizado por altas concentraciones de K y valores altos de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ (Figs. 8-9). Es probable que estos dos atributos estén asociados con actividades antrópicas. De hecho, se ha demostrado que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en sedimentos lacustres en cuencas agrícolas son en general más positivos que en cuencas no impactadas (Woodward *et al.*, 2012). En cuanto al K, este elemento puede estar asociado al depósito atmosférico producto de la quema de combustibles y biomasa (Davies *et al.*, 2015; Pompeani *et al.*, 2019), actividades frecuentemente relacionadas con ocupación antrópica y volcánica.

8.1.2. Señal palinológica

8.1.2.1. Ensamblés de polen

Los ensamblés de polen estuvieron dominados por *Pinus*, *Quercus*, y *Moraceae* (Fig. 10); en general, todos estos taxones suelen estar sobrerrepresentados, los dos primeros en regiones templadas, y el último en regiones tropicales (*e.g.*, Bush, 1991, 1995; Islebe y Hooghiemstra, 1995; Rodgers y Horn, 1996; Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997; Correa-Metrio *et al.*, 2011; Correa-Metrio *et al.*, 2013; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a; Bush *et al.*, 2021). En la región del centro de México y en las elevaciones altas de la zona tropical, *Alnus*, *Myrica* y *Cupressus/Juniperus* también tuvieron una representación sustancial, probablemente debido a su dispersión anemófila, lo que suele resultar en porcentajes altos en los espectros de polen (Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997; Correa-Metrio *et al.*, 2011; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2018). En las tierras bajas tropicales, además de *Moraceae*, los taxones más abundantes fueron *Cecropia*, *Celtis*, *Melastomataceae*, *Trema* y *Mimosa* (Fig. 10). Su alta representación en los ensamblés de polen se debe a su gran abundancia en la vegetación parental, aunque en

su mayoría se asocian con disturbios de la vegetación (Rodgers y Horn, 1996; Bush, 2000; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a). Otros taxones sobrerrepresentados como Asteraceae, Poaceae, Amaranthaceae, *Ambrosia* y Brassicaceae, los cuales, además de representar patrones de disturbio, están asociados con una amplia variedad de especies parentales (Islebe y Hooghiemstra, 1995; Correa-Metrio *et al.*, 2011; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a). Por otra parte, *Bursera*, *Sapium*, *Brosimum*, *Byrsonima*, Fabaceae, Euphorbiaceae, *Ficus*, *Acalypha*, y *Alchornea*, estuvieron ampliamente representados en los espectros de polen de zonas tropicales, donde forman parte de una fracción importante de la diversidad de la vegetación (Miranda y Hernández-X., 1963; Domínguez-Vásquez *et al.*, 2004; Rzedowski, 2006; Correa-Metrio *et al.*, 2011; León-Carreño *et al.*, 2019).

De manera general, aunque la sobrerrepresentación de los taxones polínicos es una constante en los espectros de polen en toda la zona de estudio, existen patrones contrastantes en términos de la diversidad de la zona tropical con respecto a las zonas más templadas y las elevaciones altas. En las zonas templadas del centro de México y las elevaciones altas de Centroamérica, los espectros de polen están dominados por *Pinus*, *Quercus* y *Alnus*, así como una representación insustancial de otros taxones, produciendo patrones de muy baja diversidad (Fig. 10). De manera contrastante, en las tierras bajas, la sobrerrepresentación de Moraceae está acompañada por una amplia variedad de taxones, la mayoría de ellos representados en bajas proporciones (Fig. 10). Así, en estas regiones, los espectros de polen presentan una alta diversidad.

8.1.2.2. Señal palinológica multivariada (DCA)

En el lado negativo del DCA1 se posicionaron taxones como *Myrica*, *Cupressus/Juniperus*, *Quercus*, *Alnus*, *Pinus*, *Fraxinus* y *Liquidambar* (Fig. 11). Estos elementos son característicos de los bosques templados de montaña, los cuales constituyen el tipo de vegetación más abundante en el centro de México y en las zonas montañosas de Centroamérica, en elevaciones mayores a 1,200 m s.n.m. (Vargas-Ulate, 1997; Challenger, 2003; Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). En el lado positivo del DCA1, se ordenaron taxones como *Brosimum*, *Cecropia*, Melastomataceae, *Trema*, *Protium*, *Spondias*, y de manera predominantemente Moraceae. Estos taxones son

característicos de los bosques tropicales que se desarrollan entre el nivel del mar y 1,000 m s.n.m., y son representativos de los tipos de vegetación presentes en la península de Yucatán y en los flancos de las sierras que descienden hacia los océanos en el centro de México (Miranda y Hernández-X., 1963; Ibarra-Manríquez *et al.*, 2002; Rzedowski, 2006). Además, en la porción positiva del eje (Fig. 11) se observa una transición entre elementos de vegetación tropical caducifolia (*e.g.*, *Acacia*, *Bursera*, *Croton*, *Zanthoxylum*, Bombacaceae, Anacardiaceae) a elementos de vegetación tropical perennifolia (*e.g.*, *Brosimum*, *Cecropia*, *Trema*, Moraceae, *Spondias*, *Protium*) (Vargas-Ulate, 1997; Valiente-Banuet *et al.*, 2000; Durán *et al.*, 2006; Rzedowski, 2006). En resumen, la transición de taxones templados a taxones tropicales (caducifolios a perennifolios) que se observó a lo largo del DCA1 está directamente relacionado con la distribución de la vegetación a través del gradiente altitudinal, lo que sugiere la existencia de un gradiente evidente de temperatura, pero también uno de precipitación (Fig. 23).

Los bosques tropicales perennifolios se desarrollan en altitudes de entre 0 y 1,000 m s.n.m., con temperaturas medias anuales entre 20 y 26 °C y precipitaciones de 1,500 a más de 4,000 mm (Rzedowski, 2006; Villaseñor y Ortiz, 2014). A su vez, la vegetación tropical caducifolia se desarrolla en altitudes de entre 0 y 2,200 m s.n.m., con temperaturas entre 17 y 29 °C y precipitaciones entre 300 y 1,800 mm (Rzedowski, 2006; Pérez-García *et al.*, 2012). A partir de los 1,200 m s.n.m., se presentan bosques templados dominados por *Quercus* y *Pinus*, cuya dominancia está determinada por la disponibilidad de humedad (Challenger, 2003; Rzedowski, 2006). Esta sucesión altitudinal de vegetación se relaciona inversamente con la ordenación de taxones a lo largo del DCA1 (Figs. 11 y 23). En términos de la distribución de las muestras, el DCA mostró una longitud máxima de 3.02 DE a lo largo del eje 1 (Cuadro 2), lo que implica un recambio composicional de casi el 100% en los conjuntos de polen (Correa-Metrio *et al.*, 2014). Sin embargo, se evidencia un patrón de recambio de los espectros de polen que no es directamente proporcional al recambio de la vegetación. Esto se debe a que los sitios de elevaciones altas poseen una mayor dominancia de algunos taxones (Figs. 10-11), lo que dificulta la diferenciación entre ellas en la ordenación. De manera contrastante, a lo largo del lado positivo del DCA1 la diferenciación de localidades es mayor dada la mayor diversidad de los ensambles de polen (Figs. 10-11).

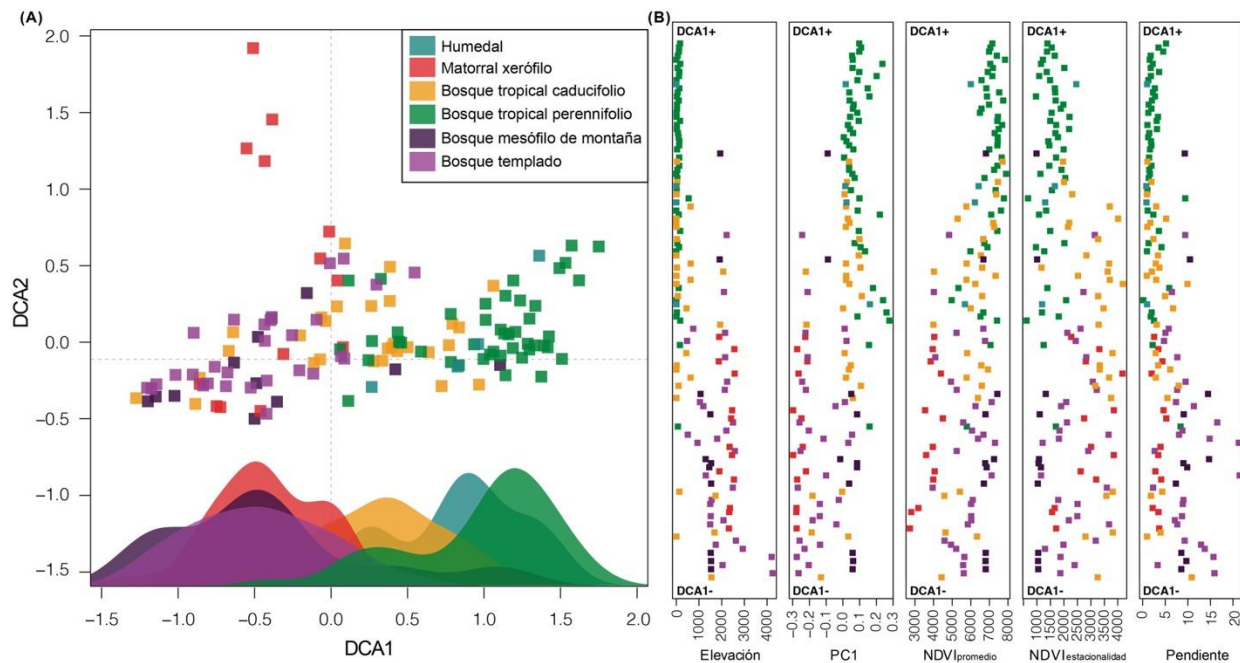


Figura 23. Señal palinológica multivariada (DCA) por tipos de vegetación. **(A)** Ordenación palinológica (DCA) de las muestras cuyos colores representan los tipos de vegetación (*sensu* Challenger y Soberón, 2008) donde se ubican los cuerpos lacustres estudiados. Las curvas de densidad representan la distribución de los tipos de vegetación a lo largo del DCA1. **(B)** Distribución de los valores de las variables ambientales a lo largo de los puntajes del DCA1.

El patrón de distribución de los taxones sobre el DCA2 representa un recambio ecológico definido por la transición de taxones característicos de bosques de montaña en el lado negativo del eje hacia taxones indicadores de vegetación perturbada en el lado positivo (Fig. 11). Mientras que en el extremo negativo se ubicaron *Juglans*, *Ilex*, *Hedyosmum* y *Myrica*, todos ellos típicos de bosque mesófilo de montaña (Catalán-Heverástico *et al.*, 2003; Rzedowski, 2006; López-Pérez *et al.*, 2011; Meave *et al.*, 2017), en el extremo positivo se ubicaron *Ambrosia*, Umbelliferae, Myrtaceae, Cucurbitaceae y Poaceae, elementos típicos indicadores de disturbio (Correa-Metrio *et al.*, 2011; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a). Sin embargo, el patrón de vegetación representado por este eje no es tan claro como el que está definido por el DCA1 (Fig. 11). En el lado positivo del eje se encuentran dispersos elementos que corresponden al bosque mesófilo de montaña, entre los que destacan *Ulmus*, *Carpinus* y *Abies* (Fig. 11). Este patrón podría ser atribuido al efecto del disturbio antrópico sobre los espectros de polen. Los taxones asociados al disturbio usualmente están sobrerrepresentados en los espectros de polen, oscureciendo de manera importante la señal del ambiente sobre la vegetación (Franco-Gaviria *et al.*, 2018a). En términos de la distribución de las muestras, el

DCA2 mostró una longitud de 2.42 SD (Cuadro 2), lo que implica un recambio composicional de ~98% en los conjuntos de polen (Correa-Metrio *et al.*, 2014).

8.2. Variables ambientales reanalizadas

8.2.1. Clima

Las variables de temperatura conformaron un grupo estrechamente asociado, ordenado en el cuadrante I del PCA, que se define por valores positivos de ambos ejes (Fig. 13). En el área de estudio, la variabilidad de la temperatura media anual (BIO1) está modulada principalmente por la elevación. Cada kilómetro de elevación del terreno se asocia a una disminución promedio de 4.8 °C (Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017), y esto determina amplios gradientes de temperatura desde las tierras bajas hasta las elevaciones máximas de Mesoamérica. Los otros atributos que definen el régimen térmico que se ubicaron en este cuadrante se corresponden con las temperaturas máximas y mínimas en las diferentes épocas del año (BIO5, BIO6, BIO8, BIO9, BIO10 y BIO11; Cuadro 1 y Fig. 12). En una escala geográfica amplia, todas estas variables están definidas por la distribución estacional de la insolación (Laskar *et al.*, 2004), de manera que en el rango latitudinal relativamente estrecho del área de estudio, es natural su asociación positiva casi perfecta.

Un segundo grupo de variables que estuvieron estrechamente asociadas entre sí son las relacionadas con la precipitación y la estacionalidad. La precipitación media anual (BIO12) y las variables que reflejan su distribución agregada en meses y trimestres a lo largo del año (BIO13, BIO14, BIO16, BIO17, BIO18 y BIO19, Cuadro 1) estuvieron asociadas positivamente entre sí y de manera negativa con la estacionalidad de la precipitación (BIO15) (Fig. 12). Esta asociación se explica por los fenómenos océano-atmosféricos que definen los regímenes de precipitación regional. La cantidad total de precipitación anual está definida principalmente por la ubicación de las diferentes localidades con respecto a las masas oceánicas cálidas y a la dirección de los vientos (Hastenrath, 1967; Magaña *et al.*, 2003). Los flancos orientales en general son más húmedos que los occidentales debido a la circulación preferente hacia el oeste de los vientos alisios cargados de humedad. Por esta razón, la vertiente del golfo de México es más húmeda que la del Pacífico (Vidal-Zepeda y Hernández-Cerda, 2007). El relieve también influye en la distribución de la precipitación,

donde las regiones más centrales tienden a ser más secas por el efecto de sombra orográfica que producen las sierras que las rodean (Vidal-Zepeda y Hernández-Cerda, 2007; McKay, 2008; Galewsky, 2009). Por otra parte, la distribución diferencial de la precipitación a lo largo del año está asociada principalmente al desplazamiento intraanual de la Zona de Convergencia Intertropical (Waliser y Gautier, 1993; Schneider *et al.*, 2014) y la variabilidad estacional de la masa de agua cálida del Atlántico (Magaña *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2006). La escala zonal a la que operan estos forzamientos implica que las variables de precipitación se comporten de manera relativamente homogénea a través del área de estudio, lo que resulta en los patrones de correlación observados.

Como se explicó antes, los factores y procesos que definen los patrones de temperatura y precipitación en la región de estudio son independientes, esto explica la independencia entre los dos grupos de variables revelada por el PCA. En términos generales, el cambio de valores negativos a positivos en el PC1 refleja un gradiente desde localidades más frías y secas hacia otras cálidas y húmedas (Fig. 13). Por su parte, el cambio de valores negativos a positivos en el PC2 refleja un gradiente desde sitios húmedos y menos estacionales hacia localidades más secas y con una estacionalidad más marcada (Fig. 13).

8.2.2. Índices de vigor de la vegetación (NDVI)

El vigor de la vegetación, representado por los valores de $NDVI_{promedio}$, está relacionado con la estructura, la composición y los patrones fenológicos que presentan cada tipo de vegetación (Manzo-Delgado y Meave, 2003). Los valores más bajos de $NDVI_{promedio}$ se encontraron en sitios con una cobertura vegetal dominada por vegetación xerofítica y campos agrícolas (*e.g.*, Alchichica, Preciosa, Quechulac, San Miguel, Aljojuca y Juriquilla; Fig. 24) (Zamudio, 1992; Rzedowski, 2006; Rivera-Hernández *et al.*, 2018). En contraste, los sitios con valores de $NDVI_{promedio}$ más altos fueron los dominados por bosque tropical perennifolio (*e.g.*, Punta Laguna, Kana, Metzabok, Azul, Yaa'x Ek y Sacalaca; Fig. 24) (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008). El bosque tropical perennifolio es el tipo de vegetación más desarrollado, exuberante y diverso en comparación con las otras comunidades vegetales de la región (Challenger y Soberón, 2008; Meave *et al.*, 2016). Los bosques templados (incluyendo el bosque mesófilo de montaña), los tropicales caducifolios y los humedales, por su parte, obtuvieron valores que, aunque cercanos, estuvieron por

debajo de los de bosque tropical perennifolio, y sustancialmente por encima de los que caracterizaron los matorrales xerófilos (Fig. 24). Estos valores son consistentes con aquellos reportados por otros estudios para la vegetación de México (*e.g.*, Gómez-Mendoza *et al.*, 2008; Meneses-Tovar, 2009; Maldonado-Enríquez *et al.*, 2020; Correa-Díaz *et al.*, 2021). Por lo tanto y para los propósitos de los modelos que se presentan en este trabajo, la consistencia de los valores de NDVI con respecto a los tipos de vegetación demuestra que este índice es un indicador confiable de los atributos de la vegetación representados en el muestreo. Si bien no es posible diferenciar entre tipos de vegetación, el índice ofrece una indicación clara sobre la variabilidad del vigor de la vegetación en la región estudiada.

En términos del patrón estacional del NDVI, éste presentó una distribución estrechamente relacionada con la variaciones estacional de la precipitación (Hijmans *et al.*, 2005; Fick y Hijmans, 2017). El ejemplo más claro se presenta en la península de Yucatán, en donde las áreas más estacionales conformadas por bosques tropicales caducifolios ubicadas en el noroeste de la región están asociadas a valores altos de NDVI_{estacionalidad} (Fig. 14e). Estos valores disminuyen hacia el sureste de la península, donde se localizan los bosques perennifolios del Petén (White y Hood, 2004; Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008). En los bosques tropicales caducifolios, más del 75% de las especies pierden su follaje durante la época seca, la cual puede durar entre seis y ocho meses (Trejo y Dirzo, 2002; Rzedowski, 2006; Pérez-García *et al.*, 2012; Meave *et al.*, 2016). De esta manera, los valores de NDVI presentan valores muy bajos o muy altos, dependiendo de si la región está en la época seca o la húmeda (Manzo-Delgado y Meave, 2003). Algo similar ocurre en los matorrales xerófilos, principalmente los de regiones de clima cálido-semiseco y cálido-seco (Rzedowski, 2006; González-Medrano, 2012). El patrón estacional de los bosques templados, particularmente de los bosques de encino, se asemeja al de los bosques tropicales caducifolios en cuanto a los cambios en los valores de NDVI a través del año. Esto sucede sobre todo en condiciones marginales de humedad donde se desarrollan bosques semiabiertos de encinares caducifolios de baja estatura (Challenger, 2003; Meave *et al.*, 2016). Por el contrario, el patrón estacional de los bosques tropicales perennifolios se caracteriza por presentar valores altos de NDVI durante todo el año puesto que más del 75% de sus especies son perennifolias (Manzo-Delgado y Meave, 2003; González-Medrano, 2004; Challenger y Soberón, 2008) (Fig. 24).

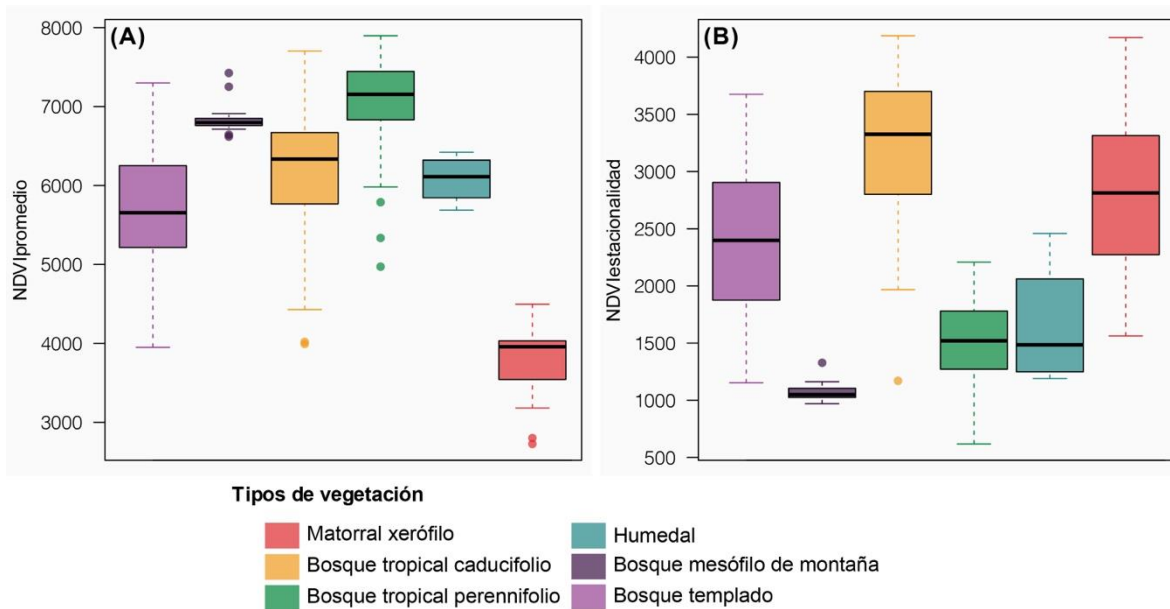


Figura 24. Índices de vigor de la vegetación (NDVI). Diagramas de caja y bigote para los valores del NDVI_{promedio} (A) y del NDVI_{estacionalidad} (B) obtenidos y clasificados por el tipo de vegetación (*sensu* Challenger y Soberón, 2008) donde se ubican los cuerpos lacustres estudiados.

8.3. Modelos de la indicación sedimentaria en función de la variabilidad ambiental

La composición geoquímica de los sedimentos representada en este estudio por los puntajes de la ordenación NMDS estuvieron influenciados estadísticamente por la geología y el impacto humano. La geología fue la variable ambiental más importante en términos de influencia relativa sobre el eje 1 del NMDS (Fig. 18). El NMDS1, definido por la composición elemental mineral, aglutinó a sus sitios con una geología más litogénica en su lado positivo y una geología de carbonatos hacia el lado negativo (Figs. 9 y 17). Si bien se ha reconocido que la geología determina de manera fundamental la composición geoquímica de los sedimentos, puesto que es la fuente de materia prima sobre la cual actúan procesos como la meteorización y la erosión que liberan los elementos presentes en los sedimentos (Sageman *et al.*, 2013; Armstrong-Altrin *et al.*, 2015). El efecto del impacto humano sobre el NMDS1 fue de menor magnitud con respecto a la geología (Fig. 18) y se relacionó con los sitios cercanos a la ordenada de origen a lo largo del NMDS1 (Fig. 15). Estos sitios mostraron valores equilibrados entre los elementos terrígenos como K, Rb, Ti y Zr. Probablemente estas concentraciones sean producto de aumentos en la erosión ocasionado por la deforestación y la urbanización (INEGI, 2009).

El NMDS2, definido principalmente por las variables geoquímicas de C y N (geoquímica orgánica), estuvo influenciado estadísticamente por la estacionalidad de la vegetación ($\text{NDVI}_{\text{estacionalidad}}$; Fig. 19). Como se discutió anteriormente, el eje mostró una diferenciación entre los lagos muy productivos y anóxicos, y los poco productivos y ricos en oxígeno. Los sitios con puntajes negativos de NMDS2 corresponden a lagos presentes en la península de Yucatán y zonas adyacentes. Esta región se caracteriza por presentar climas más cálidos y húmedos lo que favorece el desarrollo de una vegetación más vigorosa (*e.g.*, bosques tropicales perennifolios), y por lo tanto, un gran aporte de materia orgánica alóctona a los lagos (Meyers, 2003; Fick y Hijmans, 2017). Esto se puede observar con la disminución en los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ de los sitios con puntajes negativos de NMDS2 (Figs. 8 y 22), lo que indica una mayor contribución de la ruta metabólica C_3 (O'Leary, 1988; Lamb *et al.*, 2006; Kohn, 2010; Basu *et al.*, 2015). Esta ruta metabólica es característica de vegetación boscosa y su prevalencia aumenta conforme aumenta la precipitación (Clark *et al.*, 2001). A medida que los puntajes NMDS2 se volvieron más positivos, los valores del $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ aumentaron, lo que indica una disminución del metabolismo C_3 y un aumento del metabolismo C_4 (Fig. 22). Se ha reportado que en regiones más secas se presenta una disminución de plantas C_3 perennifolias y un aumento de plantas caducifolias con respecto a las regiones más húmedas (Gurevitch *et al.*, 2002). La vegetación de las localidades ordenadas hacia los puntajes positivos del NMDS2 está representada por bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos, lo que confirma el efecto de la estacionalidad de la vegetación sobre el NMDS2 (Rzedowski, 2006; Challenger y Soberón, 2008). De igual manera, los cambios en la cobertura de la tierra también suelen reemplazar la vegetación C_3 (tanto templada como tropical) por cultivos C_4 (Still *et al.*, 2003; Warinner *et al.*, 2013). Esto sucede en varios de estos sitios (*e.g.*, Alchichica, Alfajayucan, Cofrada, Nopala, San Lucas), los cuales presentan grandes áreas agrícolas y terrenos de cultivos (INEGI, 2009; Oseguera *et al.*, 2011). De hecho, la mayoría de estos sitios tuvieron valores altos de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$, lo que refuerza esta interpretación, ya que como se mencionó antes, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los sedimentos lacustres en cuencas agrícolas son en general mayores que en cuencas no impactadas (Woodward *et al.*, 2012).

A pesar de que se ofrece una buena explicación sobre el efecto del $\text{NDVI}_{\text{estacionalidad}}$ sobre los puntajes del NMDS2, los residuos obtenidos del modelo NMDS2 no se

distribuyeron de manera normal (Fig. 19), lo que indica que no existe una relación lineal entre la geoquímica orgánica y el patrón estacional del NDVI. La influencia de factores locales como la productividad primaria lacustre probablemente pudiera tener también un efecto importante sobre la geoquímica orgánica de los sedimentos. Como se mencionó antes, el origen alóctono de la materia orgánica en los sedimentos no aplica para todos los lagos estudiados, puesto que los valores de la relación C/N indican que la materia orgánica también tiene un origen alóctono (Fig. 22). De esta manera, los valores altamente negativos de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ observados en los sitios con puntajes negativos de NMDS2 (Fig. 8) pueden asociarse también con las algas, ya que la firma isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ de las algas tiene valores similares (menores a - 25‰) a los de las plantas C_3 (Meyers, 2003; Lamb *et al.*, 2006). La mayoría de los lagos de estudio con valores de la relación C/N < 10 (origen autóctono) tuvieron puntajes positivos de NMDS2 y valores de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ altos, lo que puede indicar que las concentraciones de TN en los sedimentos están dominadas por la productividad primaria del fitoplancton (Talbot, 2001; Fan *et al.*, 2017). De acuerdo con (Meyers y Teranes, 2001) los cambios en el ciclo del nitrógeno en los lagos que son inducidos por la actividad antropogénica pueden imitar a los cambios isotópicos causados por una mayor productividad. Ejemplo de ello son la quema de combustibles fósiles, procesos industriales, la escorrentía agrícola y de aguas residuales, o los desarrollos urbanos, todos ellos procesos que descargan grandes cantidades de compuestos nitrogenados a la atmósfera y redes de drenaje de aguas superficiales y subterráneas que posteriormente se depositan en los lagos (Meyers y Teranes, 2001; Talbot, 2001; O'Sullivan, 2003). Sin embargo, el impacto humano (HII) no tuvo un efecto significativo sobre los puntajes del NMDS2 (Fig. 19), lo que implica que la productividad lacustre tuvo mayor influencia. Por lo anterior, se concluye que la geoquímica orgánica definida por las variables de C y N expresa de mejor manera las condiciones locales que las regionales.

Los ensambles de polen caracterizados en este estudio por los puntajes DCA1 y DCA2 estuvieron influenciados estadísticamente por el clima, la topografía, la vegetación y la longitud. La elevación y el clima (PC1) mostraron los efectos más importantes sobre los puntajes del DCA1 (Fig. 20), lo que refuerza la idea de que el recambio ecológico entre la vegetación templada y la vegetación tropical observado en los espectros de polen está relacionado con un gradiente de elevación/temperatura-precipitación que ejerce una fuerte

influencia sobre la estructura y la composición de la vegetación (Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 2006). Este patrón de recambio ecológico ha sido documentado en otros estudios basados en espectros de polen (Correa-Metrio *et al.*, 2011; Urrego *et al.*, 2011; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2018; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a). Las diferencias en términos de la diversidad de los conjuntos de polen también se pueden atribuir a la influencia del clima y la elevación. Se ha mostrado que la diversidad de los bosques templados neotropicales disminuye linealmente con la elevación (Gentry, 1995), lo cual se debe a que las condiciones frías y secas a las que están sometidas las comunidades templadas constituyen un ambiente limitante donde relativamente pocos taxones están bien adaptados, lo que resulta en una baja diversidad. A medida que la elevación disminuye, la diversidad aumenta puesto que las condiciones son más favorables ya que se dispone de mayor calor y humedad (Rahbek, 1995; Salas-Morales y Meave, 2012; Kerkhoff *et al.*, 2014; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2018). Por otro lado, se ha demostrado que en los bosques tropicales los valores de NDVI aumentan con la riqueza de especies (*e.g.*, Feeley *et al.*, 2005; Gillespie *et al.*, 2009; Pau *et al.*, 2012) puesto que una mayor riqueza de especies corresponde con una mayor variación en los rasgos de las especies, lo que conduce a una complementariedad de nichos, una mayor disponibilidad y captura de recursos y, por lo tanto, a una mayor productividad (Poorter *et al.*, 2015). Esto está relacionado con la relación positiva entre el $NDVI_{promedio}$ y el DCA1 de los espectros de polen, que a su vez están influenciadas por las condiciones topográficas y climáticas de la región. Como se mencionó anteriormente, los valores de $NDVI_{promedio}$ dependen de la estructura, la composición y el comportamiento estacional de la vegetación (Manzo-Delgado y Meave, 2003). De esta manera, una vegetación más vigorosa en general representa a una vegetación con una estructura más compleja y una composición más diversa, conformados principalmente por taxones arbóreos perennifolios, mientras que conforme disminuye la complejidad y la diversidad, o aumenta la dominancia de especies arbustivas y caducifolias, la vegetación tiende a ser menos vigorosa en términos de los valores del $NDVI_{promedio}$ (Meneses-Tovar, 2009). Las diferencias entre los ecosistemas tropicales más complejos y diversos y los ecosistemas templados simples y menos diversos en términos de su estructura y composición fueron reflejadas por los espectros de polen a lo largo de todo el DCA1. Por su parte, el patrón estacional del NDVI que también influyó en los puntajes del DCA1 se resaltó claramente en el lado positivo del eje, donde se observó una tendencia de reemplazo

de los elementos de vegetación tropical caducifolia por elementos de vegetación tropical perennifolia (Figs. 11 y 23). El efecto de la pendiente sobre el DCA1 de los datos palinológicos posiblemente está implícito en la variación que induce la elevación. Dada la escala regional de este estudio, los sitios con mayores elevaciones ubicadas en las zonas montañosas del área de estudio presentan una topografía más accidentada con respecto al relieve plano de la península de Yucatán o de la extensa planicie costera del golfo de México (Palacio-Prieto y Vázquez-Selem, 2016; Zamorano-Orozco *et al.*, 2016). De esta manera, la pendiente se ve influenciada por la elevación, aunque se ha reconocido que ciertos tipos de vegetación se desarrollan preferentemente sobre terrenos inclinados como los bosques mesófilos de montaña, los bosques tropicales caducifolios, y algunos bosques templados (Rzedowski, 2006). En una escala regional más pequeña, a partir de variables topográficas como la pendiente y su relación con los espectros de polen, (Castro-López *et al.*, 2020) reconocieron diferentes unidades de relieve (montañas, cerros y llanuras) de acuerdo con los conjuntos de polen de diferentes bosques (templado, tropical seco y matorral), delimitados por dichas unidades geomorfológicas. Finalmente, el HII (impacto humano) no tuvo un efecto significativo sobre los espectros de polen, sin embargo, se esperaba lo contrario. El impacto humano ha provocado cambios importantes en la vegetación primaria principalmente por medio de la deforestación, favoreciendo el desarrollo de la vegetación secundaria y las tierras de cultivo. Por lo tanto, el efecto del HII probablemente está expresado a través de la presencia y abundancia de taxones como *Ambrosia*, *Amaranthaceae*, *Asteraceae*, *Cucurbitaceae*, *Poaceae*, *Solanaceae* y *Zea* (Li *et al.*, 2008; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a; Deza-Araujo *et al.*, 2020). Franco-Gaviria *et al.* (2018a) demostraron que las respuestas del polen moderno al gradiente de influencia humana son más significativas a niveles específicos de taxón que a nivel comunitario, razón por la cual el efecto del impacto humano sobre los espectros de polen fue nulo.

9. CONCLUSIONES

En una escala regional, fue posible cuantificar la contribución relativa de los factores ambientales físico-bióticos sobre la composición geoquímica y los espectros de polen contenidos en los sedimentos modernos de Mesoamérica. La composición geoquímica estuvo influenciada estadísticamente por la geología y el impacto humano, mientras que los ensambles de polen resultaron estar influenciados por el clima, la topografía y la vegetación. Puesto que las variables ambientales fueron estandarizadas antes de ajustar los modelos, los coeficientes estimados representan los efectos relativos de cada variable ambiental. La geología fue la variable ambiental más importante en términos de su efecto sobre la composición geoquímica elemental de los sedimentos. Por otra parte, aunque el patrón estacional de la vegetación ($NDVI_{estacionalidad}$) tuvo el efecto más importante sobre la composición orgánica de los sedimentos lacustres, otros factores locales (*e.g.*, productividad primaria) pudiesen tener mayor relevancia. En términos palinológicos, las variables topográficas y climáticas, principalmente la elevación, la temperatura y la precipitación, tuvieron una mayor influencia sobre los ensambles de polen; esto permite concluir que los espectros de polen son capaces de representar la vegetación regional, reflejando diferencias en la topografía, así como gradientes climáticos regionales. A diferencia de los ensambles de polen, la composición geoquímica de los sedimentos mostró que las variaciones en sus componentes son de carácter primordialmente local, lo que dificulta su uso para hacer reconstrucciones y comparaciones precisas basadas en procesos regionales.

10. REFERENCIAS

- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* **19**:716-723.
- Albarède, F. 2009. *Geochemistry: an introduction*. Cambridge University Press, New York.
- Algeo, T. J., y J. Liu. 2020. A re-assessment of elemental proxies for paleoredox analysis. *Chemical Geology* **540**:119549.
- Allison, P. D. 1999. *Multiple Regression: A Primer*. Sage Publications, Thousand Oaks, California.
- Almeida-Leñero, L., M. Escamilla, J. Giménez-De Azcárate, A. González-Trápaga, y A. M. Cleef. 2007. Vegetación alpina de los volcanes Popocatepetl, Iztaccíhuatl y Nevado de Toluca. (pp. 179-198) en I. Luna, J. J. Morrone, y D. Espinosa (editores). *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. FES-Zaragoza-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México.
- Aragón-Piña, E. E., A. Garza-Herrera, M. S. González-Elizondo, y I. Luna-Vega. 2010. Composición y estructura de las comunidades vegetales del rancho El Duranguense, en la Sierra Madre Occidental, Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **81**:771-787.
- Arasa-Gisbert, R., V. Arroyo-Rodríguez, J. J. Ortiz-Díaz, y E. Martínez. 2021. Regeneración de plantas leñosas en fragmentos de bosque tropical húmedo: estructura de la comunidad y registros nuevos para Chiapas, Tabasco y México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **92**:923502.
- Armstrong-Altrin, J. S., M. L. Machain-Castillo, L. Rosales-Hoz, A. Carranza-Edwards, J.-A. Sanchez-Cabeza, y A. C. Ruíz-Fernández. 2015. Provenance and depositional history of continental slope sediments in the Southwestern Gulf of Mexico unraveled by geochemical analysis. *Continental Shelf Research* **95**:15-26.
- Bartoń, K. 2020. *MuMIn*: multi-model inference. The R Project for Statistical Computing. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Basu, S., S. Agrawal, P. Sanyal, P. Mahato, S. Kumar, y A. Sarkar. 2015. Carbon isotopic ratios of modern C₃-C₄ plants from the Gangetic Plain, India and its implications to paleovegetational reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **440**:22-32.
- Beck, H. E., N. E. Zimmermann, T. R. McVicar, N. Vergopolan, A. Berg, y E. F. Wood. 2018. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data* **5**:180214.
- Benito, X., S. C. Fritz, M. Steinitz-Kannan, M. I. Vélez, y M. M. McGlue. 2018. Lake regionalization and diatom metacommunity structuring in tropical South America. *Ecology and Evolution* **8**:7865-7878.
- Bennett, K. D., y K. J. Willis. 2001. Pollen. (pp. 5-32) en J. P. Smol, H. J. B. Birks, y W. Last (editores). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Birks, H. H., y H. J. B. Birks. 2006. Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany* **15**:235-251.
- Birks, H. J. B., y H. H. Birks. 1980. *Quaternary palaeoecology*. University Park Press, Baltimore.

- Birks, H. J. B., y A. D. Gordon. 1985. *Numerical Methods in Quaternary Pollen Analysis*. Academic Press, London.
- Blackmore, S., y R. B. Knox. 1990. *Microspores Evolution and Ontogeny: Evolution and Ontogeny*. Academic Press, London.
- Block, S., y J. A. Meave. 2015. Structure and diversity of oak forests in the El Tepozteco National Park (Morelos, Mexico). *Botanical Sciences* **93**:429-460.
- Boës, X., J. Rydberg, A. Martinez-Cortizas, R. Bindler, y I. Renberg. 2011. Evaluation of conservative lithogenic elements (Ti, Zr, Al, and Rb) to study anthropogenic element enrichments in lake sediments. *Journal of Paleolimnology* **46**:75-87.
- Bongers, F., J. Popma, J. A. Meave, y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* **74**:55-80.
- Borcard, D., F. Gillet, y P. Legendre. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.
- Boyle, J. F. 2000. Rapid elemental analysis of sediment samples by isotope source XRF. *Journal of Paleolimnology* **23**:213-221.
- Boyle, J. F. 2001. Inorganic geochemical methods in palaeolimnology. (pp. 83-141) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Bradley, R. S. 2015. *Paleoclimatology: reconstructing climates of the Quaternary*. Elsevier Inc., Oxford, UK.
- Brett, M. T., S. E. Bunn, S. Chandra, A. W. E. Galloway, F. Guo, M. J. Kainz, P. Kankaala, D. C. P. Lau, T. P. Moulton, M. E. Power, J. B. Rasmussen, S. J. Taipale, J. H. Thorp, y J. D. Wehr. 2017. How important are terrestrial organic carbon inputs for secondary production in freshwater ecosystems? *Freshwater Biology* **62**:833-853.
- Burnham, K., y D. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference*. Springer, New York.
- Bush, M. B. 1991. Modern pollen-rain data from South and Central America: A test of the feasibility of fine resolution lowland tropical palynology. *The Holocene* **1**:162-167.
- Bush, M. B. 1995. Neotropical plant reproductive strategies and fossil pollen representation. *American Naturalist* **145**:594-609.
- Bush, M. B. 2000. Deriving response matrices from Central American modern pollen rain. *Quaternary Research* **54**:132-143.
- Bush, M. B. 2003. *Ecology of a Changing Planet*. Prentice Hall, New Jersey.
- Bush, M. B., A. Correa-Metrio, R. van Woesik, A. Collins, J. Hanselman, P. Martinez, y C. N. McMichael. 2021. Modern pollen assemblages of the Neotropics. *Journal of Biogeography* **48**:231-241.
- Bush, M. B., y R. Rivera. 1998. Pollen dispersal and representation in a neotropical rain forest. *Global Ecology and Biogeography Letters* **7**:379-392.
- Bush, M. B., M. R. Silman, y D. H. Urrego. 2004. 48,000 years of climate and forest change from a biodiversity hotspot. *Science* **303**:827-829.
- Caballero, M., S. Lozano-García, B. Ortega-Guerrero, y A. Correa-Metrio. 2019. Quantitative estimates of orbital and millennial scale climatic variability in central Mexico during the last~ 40,000 years. *Quaternary Science Reviews* **205**:62-75.
- Caballero, M., F. Valadez, y A. Rodríguez. 2013. Paleolimnología: como descifrar la historia de los lagos y su entorno a partir del estudio de sus sedimentos. *Paleontología Mexicana* **3**:22-28.
- Caballero-Rodríguez, D., A. Correa-Metrio, S. Lozano-García, S. Sosa-Najera, B. Ortega, Y. Sanchez-Dzib, K. Aguirre-Navarro, y A. Sandoval-Montano. 2018. Late-Quaternary

- spatiotemporal dynamics of vegetation in Central Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* **250**:44-52.
- Caballero-Rodríguez, D., S. Lozano-García, y A. Correa-Metrio. 2017. Vegetation assemblages of central Mexico through the late Quaternary: modern analogs and compositional turnover. *Journal of Vegetation Science* **28**:504-514.
- Caetano, E., y G. Vázquez. 2016. El Clima y la Geografía. (pp. 115-123) en J. O. Moncada-Maya y Á. López-López (editores). *Geografía de México: Una reflexión espacial contemporánea*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, México.
- Calvert, S. E., y T. F. Pedersen. 2007. Elemental Proxies for Palaeoclimatic and Palaeoceanographic Variability in Marine Sediments: Interpretation and Application. (pp. 567-644) en C. Hillaire-Marcel y A. De Vernal (editores). *Developments in Marine Geology*. Springer, Amsterdam, Netherlands.
- Camacho-Rico, F., I. Trejo, y C. Bonfil. 2006. Estructura y composición de la vegetación ribereña de la barranca del río Tembembe, Morelos, México. *Botanical Sciences* **78**:17-31.
- Castro-López, V., G. Domínguez-Vázquez, G. A. Islebe, Á. G. Priego-Santander, y A. Velázquez. 2020. Modern pollen-vegetation relationships across a landscape mosaic in central México. *Review of Palaeobotany and Palynology* **289**:104362.
- Catalán-Heverástico, C., L. López-Mata, y T. Terrazas. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* **74**:209-230.
- Ceccon, E., I. Olmsted, C. Vázquez-Yanes, y J. Campo-Alves. 2002. Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatán. *Agrociencia* **36**:621-631.
- Challenger, A. 2003. Conceptos generales acerca de los ecosistemas templados de montaña de México y su estado de conservación. (pp. 7-44) en O. Sánchez, E. Vega, E. Peters, y O. Monroy-Vilchis (editores). *Conservación de los ecosistemas templados de montaña en México*. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México.
- Challenger, A., y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. (pp. 87-108) en J. Sarukhán (editor). *Capital natural de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México.
- Chevalier, M., B. A. S. Davis, O. Heiri, H. Seppa, B. M. Chase, K. Gajewski, T. Lacourse, R. J. Telford, W. Finsinger, J. Guiot, N. Kuhl, S. Y. Maezumi, J. R. Tipton, V. A. Carter, T. Brussel, L. N. Phelps, A. Dawson, M. Zanon, F. Valle, C. Nolan, A. Mauri, A. de Vernal, K. Izumi, L. Holmstrom, J. Marsicek, S. Goring, P. S. Sommer, M. Chaput, y D. Kupriyanov. 2020. Pollen-based climate reconstruction techniques for late Quaternary studies. *Earth-Science Reviews* **210**:103384.
- Clark, J. S., E. C. Grimm, J. Lynch, y P. G. Mueller. 2001. Effects of Holocene climate change on the C₄ grassland/woodland boundary in the Northern Plains, USA. *Ecology* **82**:620-636.
- Cohen, A. S. 2003. *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford University Press, New York.
- Colinvaux, P., P. E. de Oliveira, J. E. M. Patiño, y S. Renner. 1999. *Amazon pollen manual and atlas/manual e atlas palinológico da amazonia*. Harwood Academic Publishers, Amsterdam.

- Cordero-Oviedo, C., A. Correa-Metrio, L. E. Urrego, G. Vázquez, M. Blaauw, J. Escobar, y J. H. Curtis. 2019. Holocene establishment of mangrove forests in the western coast of the Gulf of Mexico. *Catena* **180**:212-223.
- Correa-Díaz, A., M. E. Romero-Sánchez, y J. Villanueva-Díaz. 2021. The greening effect characterized by the Normalized Difference Vegetation Index was not coupled with phenological trends and tree growth rates in eight protected mountains of central Mexico. *Forest Ecology and Management* **496**:119402.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, K. R. Cabrera, S. Sully, M. Brenner, D. A. Hodell, J. Escobar, y T. Guilderson. 2012. 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., M. B. Bush, M. S. Lozano-García, y S. Sosa-Nájera. 2013. Millennial-scale temperature change velocity in the continental northern Neotropics. *PLoS ONE* **8**:e81958.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, L. Pérez, A. Schwalb, y K. R. Cabrera. 2011. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene* **21**:681-692.
- Correa-Metrio, A., Y. Dechnik, M. S. Lozano-García, y M. Caballero. 2014. Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological change from fossil data sets. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **66**:135-143.
- Correa-Metrio, A., M. I. Vélez, J. Escobar, J.-M. St-Jacques, M. López-Pérez, J. Curtis, y J. Cosford. 2016. Mid-elevation ecosystems of Panama: future uncertainties in light of past global climatic variability. *Journal of Quaternary Science* **31**:731-740.
- Creamer, W. 1987. Mesoamerica as a Concept: An Archaeological View from Central America. *Latin American Research Review* **22**:35-62.
- Curtis, J. H., M. Brenner, D. A. Hodell, R. A. Balsler, G. A. Islebe, y H. Hooghiemstra. 1998. A multi-proxy study of Holocene environmental change in the Maya Lowlands of Peten, Guatemala. *Journal of Paleolimnology* **19**:139-159.
- Davies, S. J., H. F. Lamb, y S. J. Roberts. 2015. Micro-XRF Core Scanning in Palaeolimnology: Recent Developments. (pp. 189-226) en I. W. Croudace y R. G. Rothwell (editores). *Micro-XRF Studies of Sediment Cores: Applications of a non-destructive tool for the environmental sciences*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Davis, M. B., y L. B. Brubaker. 1973. Differential sedimentation of pollen grains in lakes. *Limnology and Oceanography* **18**:635-646.
- Davison, W. 1993. Iron and manganese in lakes. *Earth-Science Reviews* **34**:119-163.
- Delcourt, H. R., y P. A. Delcourt. 1991. *Quaternary Ecology: A paleoecological perspective*. Chapman & Hall, Cornwall, UK.
- Deza-Araujo, M., C. Morales-Molino, W. Tinner, P. D. Henne, C. Heitz, G. B. Pezzatti, A. Hafner, y M. Conedera. 2020. A critical assessment of human-impact indices based on anthropogenic pollen indicators. *Quaternary Science Reviews* **236**:106291.
- Didan, K. 2015. MOD13Q1 MODIS/Terra vegetation indices 16-day L3 global 250m SIN grid V006 [Data set]. NASA EOSDIS Land Processes DAAC.
- Ding, X., D. Li, L. Zheng, H. Bao, H.-F. Chen, y S.-J. Kao. 2016. Sulfur Geochemistry of a Lacustrine Record from Taiwan Reveals Enhanced Marine Aerosol Input during the Early Holocene. *Scientific Reports* **6**:38989.
- Domínguez-Vásquez, G., G. A. Islebe, y R. Villanueva-Gutiérrez. 2004. Modern pollen deposition in Lacandon forest, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany & Palynology* **131**:105-116.

- Duarte, E., J. Obrist-Farner, A. Correa-Metrio, y B. A. Steinman. 2021. A progressively wetter early through middle Holocene climate in the eastern lowlands of Guatemala. *Earth and Planetary Science Letters* **561**:116807.
- Durán, E., J. A. Meave, E. J. Lott, y G. Segura. 2006. Structure and tree diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **79**:43-60.
- Durán-Fernández, A., J. R. Aguirre-Rivera, S. I. Levy-Tacher, y J. A. De-Nova. 2018. Estructura de la selva alta perennifolia de Nahá, Chiapas, México. *Botanical Sciences* **96**:218-245.
- Durán-García, R. 1995. Diversidad florística de los petenes de Campeche. *Acta Botánica Mexicana* **31**:73-84.
- Encina-Domínguez, J. A., A. Zárate-Lupercio, E. Estrada-Castillón, J. Valdés-Reyna, y J. Á. Villarreal-Quintanilla. 2009. Composición y aspectos estructurales de los bosques de encino de la sierra de Zapalinamé, Coahuila, México. *Acta Botánica Mexicana* **86**:71-108.
- Engstrom, D. R., y H. Wright. 1983. Chemical stratigraphy of lake sediments as a record of environmental change. (pp. 11-67) en E. Y. Haworth y J. W. G. Lund (editores). *Lake sediments and environmental history: studies in palaeolimnology and palaeoecology*. University of Minnesota Press, Minneapolis, MN.
- Erdtman, G. 1986. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy—Angiosperms: An Introduction to Palynology*. E.J. Brill, Leiden.
- Evans, G., P. Augustinus, P. Gadd, A. Zawadzki, y A. Ditchfield. 2019. A multi-proxy μ -XRF inferred lake sediment record of environmental change spanning the last ca. 2230 years from Lake Kanono, Northland, New Zealand. *Quaternary Science Reviews* **225**:106000.
- Faegri, K., y J. Iversen. 1989. *Textbook of pollen analysis*. Wiley, Chichester.
- Fan, J., J. Xiao, R. Wen, S. Zhang, X. Wang, L. Cui, y H. Yamagata. 2017. Carbon and nitrogen signatures of sedimentary organic matter from Dali Lake in Inner Mongolia: Implications for Holocene hydrological and ecological variations in the East Asian summer monsoon margin. *Quaternary International* **452**:65-78.
- Faure, G. 1997. *Principles and applications of geochemistry*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Feeley, K. J., T. W. Gillespie, y J. W. Terborgh. 2005. The utility of spectral indices from Landsat ETM+ for measuring the structure and composition of tropical dry forests. *Biotropica* **37**:508-519.
- Fernández-Nava, R., y J. A. Colmenero-Robles. 1997. Notas sobre la vegetación y flora del municipio de San Joaquin Querétaro, México. *Polibotánica* **4**:10-36.
- Ferrari, L., D. Morán-Zenteno, E. González-Torres, y L. Luna-González. 2007. Naturaleza y ambiente: Geología. *Nuevo Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Fick, S. E., y R. J. Hijmans. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **37**:4302-4315.
- Franco-Gaviria, F., D. Caballero-Rodríguez, A. Correa-Metrio, L. Pérez, A. Schwalb, S. Cohuo, y L. Macario-González. 2018a. The human impact imprint on modern pollen spectra of the Maya lands. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **70**:61-78.
- Franco-Gaviria, F., A. Correa-Metrio, C. Cordero-Oviedo, M. López-Pérez, G. Cárdenes-Sandí, y F. Romero. 2018b. Effects of late Holocene climate variability and

- anthropogenic stressors on the vegetation of the Maya highlands. *Quaternary Science Reviews* **189**:76-90.
- Franco-Gaviria, F., A. Correa-Metrio, F. Núñez-Useche, E. Zawisza, M. Caballero, B. Prado, M. Wojewódka, y G. Olivares. 2020. Millennial-to-centennial scale lake system development in the mountains of tropical Mexico. *Boreas* **49**:363-374.
- Fregenal-Martínez, M. A., y N. Meléndez. 2010. Lagos y sistemas lacustres. (pp. 299-395) en A. Arche (editor). *Sedimentología. Del Proceso Físico a la Cuenca Sedimentaria*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Galewsky, J. 2009. Rain shadow development during the growth of mountain ranges: An atmospheric dynamics perspective. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* **114**.
- Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave, y E. A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Botanical Sciences* **76**:19-35.
- Gałaszka, A., Z. M. Migaszewski, y J. Zalasiewicz. 2014. Assessing the Anthropocene with geochemical methods. *Geological Society, London, Special Publications* **395**:221-238.
- García-Franco, J. G., G. Castillo-Campos, K. Mehlreter, M. L. Martínez, y G. Vázquez. 2008. Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **83**:37-52.
- García-Sánchez, F., J. R. Aguirre-Rivera, J. Villanueva-Díaz, y J. García-Pérez. 1999. Contribución al conocimiento florístico de la sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. *Polibotánica* **10**:73-103.
- Garibaldi, L. A., F. J. Aristimuño, F. J. Oddi, y F. Tiribelli. 2017. Inferencia multimodelo en ciencias sociales y ambientales. *Ecología Austral* **27**:348-363.
- Gentry, A. H. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. Proc. symposium, New York Botanical Garden, 1993*:103-126.
- Gierlowski-Kordesch, E. H. 2010. Lacustrine Carbonates. (pp. 1-101) en A. M. Alonso-Zarza y L. H. Tanner (editores). *Carbonates in Continental Settings: Facies, Environments and Processes - Developments in Sedimentology*. Elsevier, Amsterdam.
- Gilbert, R. 2003. Lacustrine sedimentation. (pp. 404-408) en G. V. Middleton, M. J. Church, M. Coniglio, L. A. Hardie, y F. J. Longstaffe (editores). *Encyclopedia of Sediments and Sedimentary Rocks*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Gillespie, T. W., S. Saatchi, S. Pau, S. Bohlman, A. P. Giorgi, y S. Lewis. 2009. Towards quantifying tropical tree species richness in tropical forests. *International Journal of Remote Sensing* **30**:1629-1634.
- Godínez-Ibarra, O., y L. López-Mata. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana subperennifolia. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* **73**:283-314.
- Gómez-Mendoza, L., L. Galicia, M. L. Cuevas-Fernández, V. Magaña, G. Gómez, y J. L. Palacio-Prieto. 2008. Assessing onset and length of greening period in six vegetation types in Oaxaca, Mexico, using NDVI-precipitation relationships. *Int J Biometeorol* **52**:511-520.
- González-Medrano, F. 2004. *Las comunidades vegetales de México: propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México*. Instituto

- Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT) - Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), México.
- González-Medrano, F. 2012. *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) - Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México.
- Gosling, W. D., F. E. Mayle, T. J. Killeen, M. Siles, L. Sanchez, y S. Boreham. 2003. A simple and effective methodology for sampling modern pollen rain in tropical environments. *Holocene* **13**:613-618.
- Graham, A. 2010. *A natural history of the New World: the ecology and evolution of plants in the Americas*. University of Chicago Press, Chicago.
- Groot, M. H. M., R. G. Bogotá, L. J. Lourens, H. Hooghiemstra, M. Vriend, J. C. Berrio, E. Tuenter, J. van der Plicht, B. van Geel, M. Ziegler, S. L. Weber, A. Betancourt, L. Contreras, S. Gaviria, C. Giraldo, N. González, J. H. F. Jansen, M. Konert, D. Ortega, O. Rangel, G. Sarmiento, J. Vandenberghe, T. van der Hammen, M. van der Linden, y W. Westerhoff. 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.
- Gross, M., W. E. Piller, R. Scholger, y F. Gitter. 2011. Biotic and abiotic response to palaeoenvironmental changes at Lake Pannons' western margin (Central Europe, Late Miocene). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **312**:181-193.
- Grueber, C. E., S. Nakawaga, R. J. Laws, y I. G. Jamieson. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* **24**:699-711.
- Gurevitch, J., S. M. Scheiner, y G. A. Fox. 2002. *The ecology of plants*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Hannachi, A., I. T. Jolliffe, y D. B. Stephenson. 2007. Empirical orthogonal functions and related techniques in atmospheric science: A review. *International Journal of Climatology* **27**:1119-1152.
- Hartmann, J., y N. Moosdorf. 2012. The new global lithological map database GLiM: A representation of rock properties at the Earth surface. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* **13**:Q12004.
- Hastenrath, S. L. 1967. Rainfall distribution and regime in Central America. *Archiv für Meteorologie, Geophysik und Bioklimatologie, Serie B* **15**:201-241.
- Hernández-Hinojosa, V., P. C. Montiel-García, J. S. Armstrong-Altrin, R. Nagarajan, y J. J. Kasper-Zubillaga. 2018. Textural and geochemical characteristics of beach sands along the western Gulf of Mexico, Mexico. *Carpathian Journal of Earth Environmental Sciences* **13**:161-174.
- Hernández-Ramírez, A. M., y S. García-Méndez. 2015. Diversidad, estructura y regeneración de la selva tropical estacionalmente seca de la Península de Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical* **63**:603-616.
- Hicks, S. 2001. The use of annual arboreal pollen deposition values for delimiting tree-lines in the landscape and exploring models of pollen dispersal. *Review of Palaeobotany and Palynology* **117**:1-29.
- Hijmans, R. J. 2020. *raster*: Geographic Data Analysis and Modeling. The R Project for Statistical Computing. <https://CRAN.R-project.org/package=raster>.

- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**:1965-1978.
- Hill, M. O., y H. G. Gauch. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* **42**:41-58.
- Hoyos, N., A. Correa-Metrio, A. Sisa, M. A. Ramos-Fabiell, J. M. Espinosa, J. C. Restrepo, y J. Escobar. 2017. The environmental envelope of fires in the Colombian Caribbean. *Applied Geography* **84**:42-54.
- Huntley, B., y I. C. Prentice. 1988. July temperatures in Europe from pollen data 6000 years before present. *Science* **241**:687-690.
- Ibarra-Manríquez, G., y G. Cornejo-Tenorio. 2010. Diversidad de frutos de los árboles del bosque tropical perennifolio de México. *Acta Botánica Mexicana* **90**:51-104.
- Ibarra-Manríquez, G., J. Villaseñor, R. Durán, y J. A. Meave. 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* **29**:17-29.
- INEGI. 1981. *Carta fisiográfica de la República Mexicana (8 hojas en escala 1:1 000000)*. Secretaría de Programación y Presupuesto, México.
- INEGI. 2009. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- Islebe, G. A., y H. Hooghiemstra. 1995. Recent pollen spectra of highland Guatemala. *Journal of Biogeography* **22**:1091-1099.
- Jackson, S. T., y J. W. Williams. 2004. Modern analogs in Quaternary paleoecology: here today, gone yesterday, gone tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **32**:495-537.
- Jacobson, G. L., y R. H. W. Bradshaw. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research* **16**:80-96.
- Jaramillo, C., M. J. Rueda, y G. Mora. 2006. Cenozoic Plant Diversity in the Neotropics. *Science* **311**:1893-1896.
- Jarvis, A., H. I. Reuter, A. Nelson, y E. Guevara. 2008. Hole-filled seamless SRTM data V4. International Centre for Tropical Agriculture (CIAT).
- Jones, B. F., y C. J. Bowser. 1978. The Mineralogy and Related Chemistry of Lake Sediments. (pp. 179-235) en A. Lerman (editor). *Lakes: Chemistry, Geology, Physics*. Springer, New York.
- Julier, A. C. M., P. E. Jardine, S. Adu-Bredu, A. L. Coe, A. Duah-Gyamfi, W. T. Fraser, B. H. Lomax, Y. Malhi, S. Moore, K. Owusu-Afriyie, y W. D. Gosling. 2018. The Modern Pollen-Vegetation Relationships of a Tropical Forest-Savannah Mosaic Landscape, Ghana, West Africa. *Palynology* **42**:324-338.
- Kapp, R. O. 1969. *How to Know Pollen and Spores*. W. C. Brown Company, Dubuque, Iowa.
- Kasper, T., P. Frenzel, T. Haberzettl, A. Schwarz, G. Daut, S. Meschner, J. Wang, L. Zhu, y R. Mäusbacher. 2013. Interplay between redox conditions and hydrological changes in sediments from Lake Nam Co (Tibetan Plateau) during the past 4000cal BP inferred from geochemical and micropaleontological analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **392**:261-271.
- Kerckhoff, A. J., P. E. Moriarty, y M. D. Weiser. 2014. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**:8125-8130.

- Kern, A. K., M. Harzhauser, A. Soliman, W. E. Piller, y O. Mandic. 2013. High-resolution analysis of upper Miocene lake deposits: Evidence for the influence of Gleissberg-band solar forcing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **370**:167-183.
- Kirchhoff, P. 1960. *Mesoamérica, sus límites geográficos, composición étnica y caracteres culturales*. Escuela Nacional de Antropología e Historia (ENAH), México.
- Kohn, M. J. 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C₃ plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**:19691-19695.
- Kylander, M. E., L. Ampel, B. Wohlfarth, y D. Veres. 2011. High-resolution X-ray fluorescence core scanning analysis of Les Echets (France) sedimentary sequence: new insights from chemical proxies. *Journal of Quaternary Science* **26**:109-117.
- Lamb, A. L., G. P. Wilson, y M. J. Leng. 2006. A review of coastal palaeoclimate and relative sea-level reconstructions using $\delta^{13}\text{C}$ and C/N ratios in organic material. *Earth-Science Reviews* **75**:29-57.
- Laskar, J., P. Robutel, F. Joutel, M. Gastineau, A. Correia, y B. Levrard. 2004. A long-term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *Astronomy & Astrophysics* **428**:261-285.
- Last, W. M., y J. P. Smol. 2001a. An Introduction to Physical and Geochemical Methods Used in Paleolimnology. (pp. 1-5) en W. M. Last y J. P. Smol (editores). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Last, W. M., y J. P. Smol. 2001b. *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Last, W. M., J. P. Smol, y H. J. B. Birks. 2002. *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal and Siliceous Indicators* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Legendre, P., y L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific, Oxford.
- León-Carreño, M., E. Ramírez-Arriaga, A. Martínez-Bernal, E. Martínez-Hernández, M. d. R. Zárate-Hernández, B. Vasquez-Velasco, y A. Valiente-Banuet. 2019. Lluvia polínica en la selva baja caducifolia del cerro El Picante, San José Tilapa, Puebla, valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **90**:e903000.
- Li, Y., L. Zhou, y H. Cui. 2008. Pollen indicators of human activity. *Chinese Science Bulletin* **53**:1281.
- López-Esquivel, E. A. 2021. *Distribución de los espectros de polen y la vegetación parental en el espacio ambiental de una región del Norte de América tropical*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- López-Olmedo, L. I., J. A. Meave, y E. A. Pérez-García. 2007. Floristic and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. *The Rangeland Journal* **29**:181-190.
- López-Olmedo, L. I., E. A. Pérez-García, y J. A. Meave. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botánica Mexicana* **77**:41-67.
- López-Pérez, Y., J. D. Tejero-Díez, A. N. Torres-Díaz, y I. Luna-Vega. 2011. Flora del bosque mesófilo de montaña y vegetación adyacente en Avándaro, Valle de Bravo, Estado de México, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **88**:35-53.

- López-Portillo, J., y E. Ezcurra. 2002. Los manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques* **8**:27-51.
- Lozano-García, M. S., M. S. Tonello, y S. Stutz. 2017. Polen. (pp. 44-64) en L. Pérez, J. Massaferró, A. Correa-Metrio, y K. Rubio (editores). *Paleobioindicadores lacustres neotropicales*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Lozano-García, M. S., y M. S. Xelhuantzi-López. 1997. Some problems with the late Quaternary pollen records of Central Mexico: Basins of Mexico and Zacapu. *Quaternary International* **43/44**:117-123.
- Lugo-Hubp, J. 1990. El relieve de la República Mexicana. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **9**:82-111.
- Lugo-Hubp, J., J. F. Aceves-Quesada, y R. Espinasa-Pereña. 1992. Rasgos geomorfológicos mayores de la Península de Yucatán. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **10**:143-150.
- Lugo-Hubp, J., y C. Córdova. 1992. Regionalización geomorfológica de la República Mexicana. *Investigaciones Geográficas* **25**:25-63.
- Magaña, V., J. L. Vazquez, J. L. G. Pérez, y J. B. Pérez. 2003. Impact of El Niño on precipitation in Mexico. *Geofísica Internacional* **42**:313-330.
- Maldonado-Enríquez, D., A. Ortega-Rubio, A. M. Breceda-Solís Cámara, S. C. Díaz-Castro, J. Sosa-Ramírez, y R. O. Martínez-Rincón. 2020. Trend and variability of NDVI of the main vegetation types in the Cape Region of Baja California Sur. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **91**:e913213.
- Manzo-Delgado, L., y J. A. Meave. 2003. La vegetación vista desde el espacio: La fenología foliar a través de percepción remota. *Ciencia, Revista de la Academia Mexicana de Ciencias* **54**:18-28.
- Marshall, C. P., y R. W. Fairbridge. 1999. *Encyclopedia of geochemistry*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Martínez-Bernal, A., B. Vasquez-Velasco, E. Ramírez-Arriaga, M. R. Zárate-Hernández, E. Martínez-Hernández, y O. Téllez-Valdés. 2021. Composition, structure and diversity of tree and shrub strata in a tropical deciduous forest at Tehuacán Valley, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **92**:923713.
- McKay, A. A. 2008. *Geografía de la región centroamericana*. Coordinación Educativa y Cultural Centroamericana (CECC/SICA), San José, Costa Rica.
- Meave, J. A., G. Ibarra-Manríquez, y J. Larson-Guerra. 2016. Vegetación: panorama histórico, rasgos generales y patrones de pérdida. (pp. 216-234) en J. O. Moncada Maya y Á. López López (editores). *Geografía de México: Una reflexión espacial contemporánea*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, México.
- Meave, J. A., A. Rincón-Gutiérrez, G. Ibarra-Manríquez, C. Gallardo-Hernández, y M. A. Romero-Romero. 2017. Checklist of the vascular flora of a portion of the hyperhumid region of La Chinantla, Northern Oaxaca Range, Mexico. *Botanical Sciences* **95**:722-759.
- Meave, J. A., M. A. Romero-Romero, S. H. Salas-Morales, E. A. Pérez-García, y J. A. Gallardo-Cruz. 2012. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas* **21**:85-100.
- Meave, J. A., M. A. Soto, L. M. Calvo-Irabién, H. Paz-Hernández, y S. Valencia-Avalos. 1992. Análisis sincológicos del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **52**:31-77.

- Mejía-Domínguez, N. R., J. A. Meave, y C. A. Ruiz-Jiménez. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. *Botanical Sciences* **74**:13-29.
- Meneses-Tovar, C. L. 2009. *Analysis of the normalized differential vegetation index (NDVI) for the detection of degradation of forest coverage in Mexico 2008-2009*. Working Paper No. 173. FAO - Forest Resources Assessment. Rome, Italy.
- Metcalfe, S. E. 1987. Historical data and climatic change in Mexico: a review. *The Geographical Journal* **153**:211-222.
- Meyers, P., y E. Lallier-Vergès. 1999. Lacustrine Sedimentary Organic Matter Records of Late Quaternary Paleoclimates. *Journal of Paleolimnology* **21**:345-372.
- Meyers, P. A. 2003. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic Geochemistry* **34**:261-289.
- Meyers, P. A., y J. L. Teranes. 2001. Sediment organic matter. (pp. 239-269) en W. M. Last y J. P. Smol (editores). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Milnes, A. R., y R. W. Fitzpatrick. 1989. Titanium and zirconium minerals. (pp. 1131-1205) en J. B. Dixon y S. B. Weed (editores). *Minerals in Soil Environments*. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Miranda, F., y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Monahan, A. H., J. C. Fyfe, M. H. P. Ambaum, D. B. Stephenson, y G. R. North. 2009. Empirical orthogonal functions: The medium is the message. *Journal of Climate* **22**:6501-6514.
- Morán-Zenteno, D. 1994. *The Geology of the Mexican Republic*. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma.
- Moreno-Casasola, P., E. Cejudo-Espinosa, A. Capistrán-Barradas, D. Infante-Mata, H. López-Rosas, G. Castillo-Campos, J. Pale-Pale, y A. Campos-Cascaredo. 2010. Composición florística, diversidad y ecología de humedales herbáceos emergentes en la planicie costera central de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **87**:29-50.
- Munroe, S. E. M., F. A. McInerney, J. Andrae, N. Welti, G. R. Guerin, E. Leitch, T. Hall, S. Szarvas, R. Atkins, S. Caddy-Retalic, y B. Sparrow. 2021. The photosynthetic pathways of plant species surveyed in Australia's national terrestrial monitoring network. *Scientific Data* **8**:97.
- Nájera-Acevedo, A. 2006. The conservation of thorn scrub and dry forest habitat in the Motagua Valley, Guatemala: promoting the protection of a unique ecoregión. *Iguana* **13**:184-191.
- Nakagawa, S., y R. P. Freckleton. 2011. Model averaging, missing data and multiple imputation: a case study for behavioural ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**:103-116.
- O'Leary, M. H. 1988. Carbon Isotopes in Photosynthesis. *BioScience* **38**:328-336.
- O'Sullivan, P. E. 2003. Palaeolimnology. (pp. 609-666) en P. E. O'Sullivan y C. S. Reynolds (editores). *The Lakes Handbook: Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Science, Malden, Massachusetts.

- Oksanen, J., G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlin, P. Minchin, B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoecs, y H. Wagner. 2020. *vegan*: Community Ecology Package. The R Project for Statistical Computing. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olivares-Casillas, G., A. Correa-Metrio, E. Zawisza, M. Wojewódka-Przybył, M. Blaauw, y F. Romero. 2021. Environmental variability during the last three millennia in the rain shadows of central Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **73**:A171220.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao, y K. R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* **51**:933-938.
- Oseguera, L. A., J. Alcocer, y G. Vilaclara. 2011. Relative importance of dust inputs and aquatic biological production as sources of lake sediments in an oligotrophic lake in a semi-arid area. *Earth Surface Processes Landforms* **36**:419-426.
- Overpeck, J. T., T. I. Webb, y I. C. Prentice. 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: Dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Research* **23**:87-708.
- Palacio-Prieto, J. L., y L. Vázquez-Selem. 2016. Geodiversidad y Geopatrimonio. (pp. 102 - 114) en J. O. Moncada-Maya y Á. López-López (editores). *Geografía de México: Una reflexión espacial contemporánea*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, México.
- Pau, S., T. W. Gillespie, y E. M. Wolkovich. 2012. Dissecting NDVI-species richness relationships in Hawaiian dry forests. *Journal of Biogeography* **39**:1678-1686.
- Pebesma, E., y R. S. Bivand. 2005. Classes and methods for spatial data: the sp package. *R news* **5**:9-13.
- Pérez-García, E. A., y J. A. Meave. 2005. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology* **175**:147-163.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave, y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botánica Mexicana*:149-193.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave, J. L. Villaseñor, J. A. Gallardo-Cruz, y E. E. Lebrija-Trejos. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica* **45**:143-161.
- Pompeani, D. P., A. L. Hillman, M. S. Finkenbinder, D. J. Bain, A. Correa-Metrio, K. M. Pompeani, y M. B. Abbott. 2019. The environmental impact of a pre-Columbian city based on geochemical insights from lake sediment cores recovered near Cahokia. *Quaternary Research* **91**:714-728.
- Poorter, L., M. T. van der Sande, J. Thompson, E. J. M. M. Arets, A. Alarcón, J. Álvarez-Sánchez, N. Ascarrunz, P. Balvanera, G. Barajas-Guzmán, A. Boit, F. Bongers, F. A. Carvalho, F. Casanoves, G. Cornejo-Tenorio, F. R. C. Costa, C. V. de Castilho, J. F. Duivenvoorden, L. P. Dutrieux, B. J. Enquist, F. Fernández-Méndez, B. Finegan, L. H. L. Gormley, J. R. Healey, M. R. Hoosbeek, G. Ibarra-Manríquez, A. B. Junqueira, C. Levis, J. C. Licona, L. S. Lisboa, W. E. Magnusson, M. Martínez-Ramos, A.

- Martínez-Yrizar, L. G. Martorano, L. C. Maskell, L. Mazzei, J. A. Meave, F. Mora, R. Muñoz, C. Nytch, M. P. Pansonato, T. W. Parr, H. Paz, E. A. Pérez-García, L. Y. Rentería, J. Rodríguez-Velazquez, D. M. A. Rozendaal, A. R. Ruschel, B. Sakschewski, B. Salgado-Negret, J. Schietti, M. Simões, F. L. Sinclair, P. F. Souza, F. C. Souza, J. Stropp, H. ter Steege, N. G. Swenson, K. Thonicke, M. Toledo, M. Uriarte, P. van der Hout, P. Walker, N. Zamora, y M. Peña-Claros. 2015. Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography* **24**:1314-1328.
- Popma, J., F. Bongers, y J. Meave del Castillo. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* **74**:81-91.
- R Core Team. 2021. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rahbek, C. 1995. The Elevational Gradient of Species Richness: A Uniform Pattern? *Ecography* **18**:200-205.
- Ritter, P. 1987. A vector-based slope and aspect generation algorithm. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* **53**:1109-1111.
- Rivera-Hernández, J. E., N. A. F. Flores-Hernández, A. F. V. Vargas-Rueda, G. Salinas-Alcántara, M. Cházaro-Basáñez, y J. C. García-Albarado. 2018. Flora y vegetación de la región semiárida de Acultzingo-Maltrata, Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* **26**:1-26.
- Rivera-Vasconcelos, F., S. Diehl, P. Rodríguez, J. Karlsson, y P. Byström. 2018. Effects of Terrestrial Organic Matter on Aquatic Primary Production as Mediated by Pelagic–Benthic Resource Fluxes. *Ecosystems* **21**:1255-1268.
- Rodgers, J. C., y S. P. Horn. 1996. Modern pollen spectra from Costa Rica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **124**:53-71.
- Rojas, S., C. Castillejos-Cruz, y E. Solano. 2013. Florística y relaciones fitogeográficas del matorral xerófilo en el Valle de Tecozautla, Hidalgo, México. *Botanical Sciences* **91**:273-294.
- Romano, M. 2015. Reviewing the term uniformitarianism in modern Earth sciences. *Earth-Science Reviews* **148**:65-76.
- Rothwell, R. G., y I. W. Croudace. 2015. Micro-XRF studies of sediment cores: a perspective on capability and application in the environmental sciences. (pp. 1-21) en I. W. Croudace y R. G. Rothwell (editores). *Micro-XRF studies of sediment cores*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Ruiz-Jiménez, C. A., J. A. Meave, y J. L. Contreras-Jiménez. 1999. El bosque mesófilo de la región de Puerto Soledad (Oaxaca), México: Análisis estructural. *Botanical Sciences* **65**:23-37.
- Rull, V. 2020. *Quaternary ecology, evolution, and biogeography*. Academic Press, London.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital edition. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Sageman, B. B., T. Lyons, y Y. J. Joo. 2013. Geochemistry of fine-grained, organic carbon-rich facies. (pp. 141-179) en K. Turekian y H. Holland (editores). *Treatise on Geochemistry: Second Edition*. Elsevier, Oxford.
- Salas-Morales, S. H., y J. A. Meave. 2012. Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico. *Plant Ecology* **213**:1209-1220.
- Sánchez-Rodríguez, E. V., L. López-Mata, E. García-Moya, y R. Cuevas-Guzmán. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque

- mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **73**:17-34.
- Sanderson, E. W., M. Jaiteh, M. A. Levy, K. H. Redford, A. V. Wannebo, y G. Woolmer. 2002. The Human Footprint and the Last of the Wild: The human footprint is a global map of human influence on the land surface, which suggests that human beings are stewards of nature, whether we like it or not. *BioScience* **52**:891-904.
- Schneider, T., T. Bischoff, y G. H. Haug. 2014. Migrations and dynamics of the intertropical convergence zone. *Nature* **513**:45-53.
- Seppä, H. 2013. Pollen Analysis, Principles. (pp. 794-804) en S. A. Elias y C. J. Mock (editores). *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam.
- Seppä, H., H. J. B. Birks, A. Odland, A. Poska, y S. Veski. 2004. A modern pollen-climate calibration set from northern Europe: Developing and testing a tool for palaeoclimatological reconstructions. *Journal of Biogeography* **31**:251-267.
- Sondi, I., N. Mikac, N. Vdović, M. Ivanić, M. Furdek, y S. D. Škapin. 2017. Geochemistry of recent aragonite-rich sediments in Mediterranean karstic marine lakes: Trace elements as pollution and palaeoredox proxies and indicators of authigenic mineral formation. *Chemosphere* **168**:786-797.
- Staddon, P. L. 2004. Carbon isotopes in functional soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:148-154.
- Still, C. J., J. A. Berry, G. J. Collatz, y R. S. DeFries. 2003. Global distribution of C₃ and C₄ vegetation: Carbon cycle implications. *Global Biogeochemical Cycles* **17**:6-1 - 6-14.
- Talbot, M. R. 2001. Nitrogen isotopes in palaeolimnology. (pp. 401-439) en W. M. Last y J. P. Smol (editores). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Taylor, M. H., M. Losch, M. Wenzel, y J. Schröter. 2013. On the sensitivity of field reconstruction and prediction using empirical orthogonal functions derived from Gappy data. *Journal of Climate* **26**:9194-9205.
- Trejo, I., y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and conservation* **11**:2063-2084.
- Tribouillard, N., T. J. Algeo, T. Lyons, y A. Riboulleau. 2006. Trace metals as paleoredox and paleoproductivity proxies: An update. *Chemical Geology* **232**:12-32.
- Tyson, R. V. 1995. Bulk Geochemical Characterization and Classification of Organic Matter: Carbon:Nitrogen Ratios and Lignin-Derived Phenols. (pp. 383-394) en R. V. Tyson (editor). *Sedimentary Organic Matter: Organic facies and palynofacies*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Urrego, D. H., M. R. Silman, A. Correa-Metrio, y M. B. Bush. 2011. Pollen-vegetation relationships along steep climatic gradients in western Amazonia. *Journal of Vegetation Science* **22**:795-806.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. C. Arizmendi, J. L. Villaseñor, y J. O. Ramírez. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Botanical Sciences* **67**:25-74.
- Vance, D., S. H. Little, C. Archer, V. Cameron, M. B. Andersen, M. J. A. Rijkenberg, y T. W. Lyons. 2016. The oceanic budgets of nickel and zinc isotopes: the importance of sulfidic environments as illustrated by the Black Sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* **374**:20150294.

- Vargas-Rueda, A. F., J. E. Rivera-Hernández, C. Álvarez-Aquino, S. H. Salas-Morales, G. Alcántara-Salinas, y J. A. Pérez-Sato. 2021. Composición florística del bosque mesófilo de montaña perturbado y sus ecotonos en el Parque Nacional Cañón del Río Blanco, Veracruz, México. *Acta Botánica Mexicana* **128**:e1715
- Vargas-Ulate, G. 1997. La vegetación de América Central, características, transformaciones y protección. *Anuario de Estudios Centroamericanos* **23**:7-34.
- Vázquez-Negrín, I., O. Castillo-Acosta, J. I. Valdez-Hernández, J. Zavala-Cruz, y J. L. Martínez-Sánchez. 2011. Estructura y composición florística de la selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes Tenosique, Tabasco, México. *Polibotánica* **32**:41-61.
- Verbesselt, J., R. Hyndman, G. Newnham, y D. Culvenor. 2010. Detecting trend and seasonal changes in satellite image time series. *Remote sensing of Environment* **114**:106-115.
- Vidal-Zepeda, R. 2005. *Las regiones climáticas de México*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Vidal-Zepeda, R., y M. E. Hernández-Cerda. 2007. Naturaleza y ambiente: Clima.) en Instituto de Geografía (editor). *Nuevo Atlas Nacional de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Villaseñor, J. L., y E. Ortiz. 2014. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**:S134-S142.
- Von Post, L. 1933. On improvements of the pollen-analysis technique. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar* **55**:523-527.
- Von Post, L. 1946. The prospect for pollen analysis in the study of the earth's climatic history. *New Phytologist* **45**:193-193.
- Waliser, D. E., y C. Gautier. 1993. A satellite-derived climatology of the ITCZ. *Journal of climate* **6**:2162-2174.
- Wang, C., D. B. Enfield, S. K. Lee, y C. W. Landsea. 2006. Influences of the Atlantic Warm pool on Western Hemisphere summer rainfall and Atlantic hurricanes. *Journal of Climate* **19**:3011-3028.
- Wang, C., y S.-K. Lee. 2007. Atlantic warm pool, Caribbean low-level jet, and their potential impact on Atlantic hurricanes *Geophysical Research Letters* **34**:L02703.
- Warinner, C., N. R. Garcia, y N. Tuross. 2013. Maize, beans and the floral isotopic diversity of highland Oaxaca, Mexico. *Journal of Archaeological Science* **40**:868-873.
- Westerhold, T., N. Marwan, A. J. Drury, D. Liebrand, C. Agnini, E. Anagnostou, J. S. Barnet, S. M. Bohaty, D. De Vleeschouwer, y F. Florindo. 2020. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. *Science* **369**:1383-1387.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press, London.
- Wetzel, R. G., y G. E. Likens. 2000. *Limnological analysis*. Springer, Stuttgart.
- White, D. A., y C. S. Hood. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science* **15**:151-160.
- White, W. M. 2013. *Geochemistry*. Wiley, Baltimore, Maryland.
- White, W. M. 2018. *Encyclopedia of Geochemistry: A Comprehensive Reference Source on the Chemistry of the Earth*. Springer International Publishing.
- Wildlife Conservation Society, Center for International Earth Science Information Network, y Ciesin Columbia University. 2005. Last of the Wild Project, Version 2, 2005 (LWP-

- 2): Global Human Footprint Dataset (Geographic). NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC), Palisades, NY.
- Wodehouse, R. P. 1935. *Pollen grains*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York.
- Wohlfarth, B. 2012. Paleolimnology. (pp. 594-596) en L. Bengtsson, R. W. Herschy, y R. W. Fairbridge (editores). *Encyclopedia of Lakes and Reservoirs*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Woodward, C. A., A. P. Potito, y D. W. Beilman. 2012. Carbon and nitrogen stable isotope ratios in surface sediments from lakes of western Ireland: implications for inferring past lake productivity and nitrogen loading. *Journal of Paleolimnology* **47**:167-184.
- Xue, J., y B. Su. 2017. Significant remote sensing vegetation indices: A review of developments and applications. *Journal of Sensors* **2017**:1353691.
- Zacarías-Eslava, L. E., G. Cornejo-Tenorio, J. Cortés-Flores, N. González-Castañeda, y G. Ibarra-Manríquez. 2011. Composición, estructura y diversidad del cerro El Águila, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**:854-869.
- Zamora-Crescencio, P., G. García-Gil, J. S. Flores-Guido, y J. J. Ortiz. 2008. Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia en el sur del estado de Yucatán, México. *Polibotánica* **26**:39-66.
- Zamora-Crescencio, P., M. Jean-François, V. Rico-Gray, M. R. Domínguez-Carrasco, P. Villegas, C. Gutiérrez-Báez, y R. C. Barrientos-Medina. 2015. Composición y estructura arbórea de petenes en la Reserva de la Biosfera de Los Petenes, Campeche, México. *Polibotánica* **39**:1-19.
- Zamorano-Orozco, J. J., J. Lugo-Hubp, J. E. Figueroa-García, y I. Quijada-Mendoza. 2016. El relieve mexicano: una superficie de contrastes. (pp. 37 - 55) en J. O. Moncada Maya y Á. López López (editores). *Geografía de México: Una reflexión espacial contemporánea*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía, México.
- Zamudio, S. 1992. *La Vegetación del estado de Querétaro: Panorama Preliminar*. Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán.
- Zolitschka, B., y D. Enters. 2009. Lacustrine Sediments. (pp. 486-488) en V. Gornitz (editor). *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer, Dordrecht, Netherlands.

APÉNDICES

Apéndice 1. Listado de los cuerpos de agua estudiados. Cada lago se presenta con su respectivo número de clave para las figuras en el cuerpo principal de la tesis, junto con su localización geográfica, elevación (m s.n.m.) y referencia bibliográfica.

Lago	No. de sitio	Longitud	Latitud	Referencia
5-Lakes Small	1	-91.69	16.15	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
5-Lakes Big	2	-91.68	16.11	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Alberca	3	-101.46	19.21	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Alchichica	4	-97.4	19.41	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Alfajayucan	5	-99.36	20.44	López-Esquivel (2021)
Aljojuca	6	-97.54	19.09	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Almond Hill	7	-88.31	17.46	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Amatitlán	8	-90.55	14.43	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Antonio Alzate	9	-99.64	19.44	López-Esquivel (2021)
Apastepeque	10	-88.74	13.69	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Atezca	11	-98.75	20.81	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Atitlán	12	-91.16	14.73	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Atlangatepec	13	-98.16	19.55	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Azul	14	-90.64	18.65	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Belize 2	15	-88.49	17.31	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Benito Juárez	16	-95.44	16.46	López-Esquivel (2021)
Caballo	17	-98.11	18.89	López-Esquivel (2021)
Calderas	18	-90.59	14.41	López-Esquivel (2021)
Camp	19	-90.99	18.04	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Candelaria	20	-91.05	18.18	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Caobas	21	-89.1	19.44	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Cayucón	22	-90.98	18.04	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Celestún	23	-90.38	20.86	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Cenote 14	24	-88.38	18.23	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Chacan-Bata	25	-89.09	18.48	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Chacan-Lara	26	-89.17	19.19	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Chanmico	27	-89.35	13.78	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Chencha	28	-89.88	20.69	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Chiligatoro	29	-88.18	14.38	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Chuina	30	-90.71	18.96	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Cofrada chica	31	-99.85	20.11	López-Esquivel (2021)
Colón Lake 1	32	-91.89	15.83	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Colón Lake 3	33	-91.9	15.83	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Colón Lake 4	34	-91.9	15.83	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Colón Lake 5	35	-91.89	15.83	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Corralero	36	-98.18	16.24	López-Esquivel (2021)

Crooked Tree	37	-88.53	17.78	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Cuetzalan	38	-97.53	20.01	López-Esquivel (2021)
El Espino	39	-89.87	13.95	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
El Muchacho	40	-90.19	13.89	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
El Pino	41	-90.39	14.34	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Escondido	42	-91.68	16.11	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Gemelas	43	-91.64	16.09	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Gloria 1	44	-90.37	16.95	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Golfete	45	-88.96	15.67	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Guija	46	-89.55	14.25	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Ipala	47	-89.64	14.56	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Ixlu	48	-89.69	16.97	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Izabal	49	-89.11	15.46	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Jocotal	50	-88.25	13.34	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Jucutuma	51	-87.9	15.51	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Juriquilla	52	-100.46	20.7	López-Esquivel (2021)
Kana	53	-88.4	19.5	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Kichayil	54	-91.66	16.1	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
La Avispa	55	-95.56	15.96	López-Esquivel (2021)
La Perdida 2	56	-90.58	18.03	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
La Soledad	57	-97.45	19.97	López-Esquivel (2021)
Lachua	58	-90.67	15.92	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Lago Verde	59	-95.35	18.61	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Laguna Chan	60	-90.21	18.48	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Laguna Chica	61	-97.27	18.6	López-Esquivel (2021)
Laguna Lourdes	62	-100.03	20.49	López-Esquivel (2021)
Las Pozas	63	-90.17	16.34	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Loché	64	-88.14	21.42	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Loma Bonita	65	-95.84	18.12	López-Esquivel (2021)
Los negritos	66	-87.94	13.28	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Macanche	67	-89.63	16.97	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Madre vieja	68	-88.14	14.36	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Manialtepec	69	-97.19	15.94	López-Esquivel (2021)
Metapán	70	-89.47	14.31	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Metepec	71	-98.31	20.24	López-Esquivel (2021)
Metzabok	72	-91.63	17.12	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Miguel Aleman 3	73	-96.5	18.24	López-Esquivel (2021)
Miguel Aleman 4	74	-96.43	18.24	López-Esquivel (2021)
Misteriosa	75	-90.48	18.05	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Montebello	76	-91.71	16.11	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Nohbec	77	-88.18	19.15	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Nopala	78	-99.66	20.25	López-Esquivel (2021)
Olomega	79	-88.06	13.31	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)

Oquevix	80	-89.74	16.66	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Parangueo	81	-101.25	20.43	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Patzcuaro 2	82	-101.63	19.56	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Petén de Monos	83	-90.32	20.85	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Petexbatún	84	-90.18	16.42	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Piedra Azul	85	-96.52	17.04	López-Esquivel (2021)
Preciosa	86	-97.39	19.37	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Progreso	87	-88.42	18.22	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Punta Laguna	88	-87.64	20.65	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Quechulac	89	-97.35	19.37	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Río Cuba	90	-90.48	17.95	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Rio Guerrero	91	-90.73	19.21	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Rosada	92	-89.3	21.34	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Rosario	93	-90.16	16.53	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Sabak_há	94	-89.59	20.58	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Sabanita	95	-88.57	18.4	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Sacalaca	96	-88.6	20.07	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Sacnab	97	-89.37	17.06	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Sacpuy	98	-90.02	16.98	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Salina Cruz	99	-95.23	16.17	López-Esquivel (2021)
Salpetén	100	-89.68	16.98	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Salto grande	101	-91.12	18.2	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
San Francisco Yosocuta	102	-97.82	17.74	López-Esquivel (2021)
San José Aguilar	103	-89.01	18.37	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
San José de la Montaña	104	-89.01	18.37	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
San Juanico	105	-99.79	19.93	López-Esquivel (2021)
San Lucas	106	-100.54	20.32	López-Esquivel (2021)
San Miguel	107	-97.54	19.12	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
San Miguel 2	108	-89	19.93	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)
Santa Ana	109	-98.21	20.21	López-Esquivel (2021)
Santa Elena	110	-99.6	19.91	López-Esquivel (2021)
Silvituc	111	-90.29	18.64	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2011)
Solis	112	-100.57	20.43	López-Esquivel (2021)
Tacámbaro	113	-101.47	19.21	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Taxhimay 1	114	-99.4	19.83	López-Esquivel (2021)
Taxhimay 2	115	-99.39	19.83	López-Esquivel (2021)
Tenango	116	-97.99	20.2	López-Esquivel (2021)
Tenexac Lago	117	-98	19.49	López-Esquivel (2021)
Tenexac Presa	118	-97.98	19.49	López-Esquivel (2021)
Teremendo	119	-101.45	19.81	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Toluca Luna	120	-99.75	19.11	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Toluca Sol	121	-99.76	19.11	Correa-Metrio <i>et al.</i> (2013)
Vallehermoso	122	-88.52	19.18	Franco-Gaviara <i>et al.</i> (2018)

Valsequillo	123	-98.11	18.91	López-Esquivel (2021)
Xbacab	124	-90.72	18.94	Franco-Gaviria et al. (2018)
Yaa'x ek	125	-88.42	20.62	Correa-Metrio et al. (2011)
Yalahau	126	-89.22	20.66	Correa-Metrio et al. (2011)
Yalaluch	127	-91.66	16.09	Correa-Metrio et al. (2011)
Yaxhá	128	-89.41	17.07	Correa-Metrio et al. (2011)
Yeguey	129	-97.72	16.12	López-Esquivel (2021)
Yuriria 2 y 3	130	-101.13	20.24	Correa-Metrio et al. (2013)
Zempoala	131	-99.31	19.32	Correa-Metrio et al. (2013)
Zirahuen	132	-101.73	19.45	Correa-Metrio et al. (2013)

Apéndice 2. Listado de los taxones polínicos que conformaron los espectros de polen.

Taxones polínicos	Suma porcentual	Porcentaje mínimo	Promedio porcentual	Porcentaje máximo	Presencia en muestras
<i>Abies</i>	33.9	0	0.26	12.5	23
<i>Acacia</i>	38.4	0	0.29	5.8	35
<i>Acalypha</i>	42.2	0	0.32	5.3	23
Acanthaceae	5	0	0.04	1.3	8
<i>Casuarina</i>	28.3	0	0.21	2.5	27
<i>Alchornea</i>	43.2	0	0.33	5.9	37
<i>Alnus</i>	887.95	0	6.73	100	97
<i>Alternanthera</i>	28	0	0.21	5.5	27
Amaranthaceae	573.3	0	4.34	71.4	103
Amaryllidaceae	24.5	0	0.19	2.4	29
<i>Ambrosia</i>	627.65	0	4.75	87.3	75
Anacardiaceae	22.9	0	0.17	3.1	23
Annonaceae	4.4	0	0.03	1	6
<i>Anthurium</i>	0.5	0	0	0.5	1
Apocynaceae	41.1	0	0.31	3.8	37
Araliaceae	4.3	0	0.03	1.9	6
<i>Ardisia</i>	4.7	0	0.04	1.8	5
Arecaceae	61.5	0	0.47	5.4	39
<i>Arenaria</i>	0.4	0	0	0.4	1
Asteraceae	940.35	0	7.12	30.9	126
<i>Astronium</i>	0.4	0	0	0.4	1
<i>Averrhoa</i>	2.6	0	0.02	0.9	5
<i>Banara</i>	3	0	0.02	1.2	4
<i>Begonia</i>	123.6	0	0.94	13.7	60
<i>Bertiera</i>	0.5	0	0	0.5	1
<i>Betulia</i>	16	0	0.12	12.3	4
Bignoniaceae	70.4	0	0.53	4.8	59
<i>Bocconia</i>	7.3	0	0.06	2.4	8
Bombacaceae	18.7	0	0.14	8.3	15
Boraginaceae	4.3	0	0.03	1.6	5
<i>Borreria</i>	18.2	0	0.14	2.3	20
Brassicaceae	152.3	0	1.15	24.7	49
<i>Brosimum</i>	213.5	0	1.62	33.6	45
<i>Bursera</i>	252.8	0	1.92	26	75
<i>Buxus</i>	2.3	0	0.02	0.5	5
<i>Byrsonima</i>	73.5	0	0.56	10.4	45
Cactaceae	2.3	0	0.02	0.5	6
Caesalpiniaceae	219.5	0	1.66	14.6	73
<i>Calophyllum</i>	1.5	0	0.01	1.5	1
<i>Capparis</i>	0.3	0	0	0.3	1

<i>Carpinus_Co</i>	24.8	0	0.19	8.3	15
<i>Carya</i>	2.35	0	0.02	1.15	3
<i>Caryocar</i>	7.3	0	0.06	1.5	12
<i>Casearia</i>	9.9	0	0.08	1.4	13
<i>Cassia</i>	11	0	0.08	1.4	16
<i>Cecropia</i>	226.9	0	1.72	15.9	46
<i>Celtis</i>	401.95	0	3.05	20.6	110
<i>Centropogon</i>	12.2	0	0.09	1	24
<i>Ceratophytum</i>	1.4	0	0.01	1	2
<i>Cestrum</i>	0.4	0	0	0.4	1
<i>Clethra</i>	4.9	0	0.04	1.9	5
<i>Clusiaceae</i>	55	0	0.42	4	31
<i>Cochlospermum</i>	0.5	0	0	0.5	1
<i>Commiphora</i>	0.5	0	0	0.5	1
<i>Connarus</i>	2.4	0	0.02	0.5	6
Convolvulaceae	142.15	0	1.08	7.6	75
<i>Cordia</i>	28.3	0	0.21	2.8	27
<i>Croton</i>	14.8	0	0.11	4.3	15
Cucurbitaceae	25.1	0	0.19	1.8	30
Cunoniaceae	0.5	0	0	0.5	1
<i>Cuphea</i>	0.5	0	0	0.5	1
<i>Cupressus/Juniperus</i>	289	0	2.19	41.3	47
<i>Dalea</i>	1.8	0	0.01	1.8	1
<i>Desmodium</i>	1.8	0	0.01	1.3	2
Dilleniaceae	0.5	0	0	0.5	1
<i>Dodonaea</i>	47.75	0	0.36	9.6	32
<i>Drymaria</i>	6.3	0	0.05	1.4	10
<i>Dyospiros</i>	0.3	0	0	0.3	1
Ericaceae	10.3	0	0.08	1.5	16
<i>Erythroxylum</i>	0.6	0	0	0.6	1
<i>Eugenia</i>	61.5	0	0.47	6.1	44
Euphorbiaceae	220.3	0	1.67	9.5	73
Fabaceae	219.05	0	1.66	22.9	86
<i>Fagus</i>	2.5	0	0.02	1.5	3
<i>Faramea</i>	14.4	0	0.11	1.7	18
<i>Ficus</i>	204.4	0	1.55	23.5	71
<i>Fraxinus</i>	72.95	0	0.55	17.9	31
<i>Fuschia</i>	0.5	0	0	0.5	1
<i>Genipa</i>	0.9	0	0.01	0.5	2
Gentianaceae	0.4	0	0	0.4	1
Geraniaceae	0.3	0	0	0.3	1
<i>Goupia</i>	0.7	0	0.01	0.7	1
<i>Guettarda</i>	36.9	0	0.28	3.6	35

<i>Gustavia</i>	57.7	0	0.44	5	46
<i>Hedyosmum</i>	42	0	0.32	9.2	17
<i>Heisteria</i>	0.4	0	0	0.4	1
Hippocrateaceae	2	0	0.02	0.6	4
<i>Hyeronima</i>	14.2	0	0.11	1.9	19
<i>Hymenaea</i>	30.5	0	0.23	3.2	30
<i>Hyptis</i>	8.3	0	0.06	2.4	11
<i>Ilex</i>	24.9	0	0.19	4.1	22
<i>Inga</i>	18.2	0	0.14	2.9	17
<i>Iresine</i>	38.4	0	0.29	5.5	35
<i>Juglans</i>	20.3	0	0.15	4.7	21
<i>Justicia</i>	4.4	0	0.03	0.9	9
Lamiaceae	8.7	0	0.07	2.4	11
Lecythidaceae	1	0	0.01	1	1
<i>Lindernia</i>	6.9	0	0.05	2.4	12
<i>Liquidambar</i>	73	0	0.55	21.5	26
Loranthaceae	5.1	0	0.04	0.9	8
<i>Loxopterigium</i>	17.1	0	0.13	5.8	19
<i>Ludwigia</i>	3.7	0	0.03	1.5	6
<i>Machaerium</i>	71.1	0	0.54	6.1	46
Malpighiaceae	115.2	0	0.87	12.9	65
Malvaceae	36.2	0	0.27	17.3	26
<i>Maripa</i>	21	0	0.16	9.5	8
<i>Mecardonia</i>	20.1	0	0.15	2.9	21
Melastomataceae	1024.5	0	7.76	59.7	101
Meliaceae	48.3	0	0.37	3.4	42
<i>Mimosa</i>	141.2	0	1.07	9.5	59
Moraceae	3145.95	0	23.83	431.8	124
<i>Myrica</i>	160.7	0	1.22	19.8	61
<i>Myrsine</i>	8.8	0	0.07	1.9	8
Myrtaceae	49.2	0	0.37	7.1	45
<i>Nymphaea</i>	45.7	0	0.35	13.6	13
<i>Odoantocarya</i>	0.9	0	0.01	0.5	2
Onagraceae	1.7	0	0.01	0.8	4
<i>Passiflora</i>	10.9	0	0.08	3.8	11
<i>Paullinia</i>	34.1	0	0.26	2.4	39
<i>Petiveria</i>	2.2	0	0.02	1.4	3
<i>Phyllanthus</i>	1.6	0	0.01	1.6	1
<i>Pinus</i>	6201.8	0	46.98	631.6	131
<i>Piper</i>	39.4	0	0.3	7.5	20
<i>Plantago</i>	0.9	0	0.01	0.9	1
Poaceae	2776.85	0	21.04	95.2	129
<i>Polygala</i>	2.6	0	0.02	1.1	4

<i>Polygonum</i>	67.3	0	0.51	25	38
<i>Populus</i>	4.8	0	0.04	2.6	4
Portulacaceae	6.5	0	0.05	2.2	6
<i>Protium</i>	99.6	0	0.75	17.4	49
<i>Psychotria</i>	65.4	0	0.5	10	33
<i>Quercus</i>	2637.8	0	19.98	266.1	124
Rhamnaceae	2.3	0	0.02	1.8	2
<i>Rhus</i>	14.4	0	0.11	4.3	14
<i>Ricinus</i>	1.3	0	0.01	1.3	1
Rosaceae	7.8	0	0.06	3	9
Rubiaceae	148.2	0	1.12	15.5	43
Rutaceae	19.5	0	0.15	5	13
<i>Sabicea</i>	8.9	0	0.07	2.5	8
<i>Sagitaria</i>	2.3	0	0.02	1.2	3
<i>Salix</i>	0.5	0	0	0.5	1
<i>Salvia</i>	2.4	0	0.02	0.7	5
Sapindaceae	16.7	0	0.13	6	16
<i>Sapium</i>	76.3	0	0.58	5.6	49
Sapotaceae	29.9	0	0.23	4.5	23
Saxifragaceae	1	0	0.01	0.5	2
<i>Schinus</i>	26.2	0	0.2	8.5	12
Scrophulariaceae	5.8	0	0.04	3	4
<i>Serjania</i>	32.6	0	0.25	3	41
<i>Simarouba</i>	1.2	0	0.01	0.7	2
<i>Siparuna</i>	2.3	0	0.02	1.3	2
Solanaceae	95.1	0	0.72	10.9	63
<i>Spermacoe</i>	1.5	0	0.01	0.5	4
<i>Spondias</i>	86.7	0	0.66	9.7	59
<i>Stemodia</i>	7	0	0.05	1.8	7
Sterculiaceae	0.7	0	0.01	0.5	2
<i>Strychnos</i>	0.7	0	0.01	0.5	2
<i>Symphonia</i>	0.5	0	0	0.5	1
<i>Tabebuia</i>	2.4	0	0.02	1.9	2
<i>Theobroma</i>	12.2	0	0.09	5	13
Tiliaceae	11.4	0	0.09	4.2	10
<i>Tournefortia</i>	17.7	0	0.13	2.5	27
<i>Tovomita</i>	8.3	0	0.06	2.6	8
<i>Trema</i>	148.6	0	1.13	19.6	59
<i>Trichilia</i>	49.8	0	0.38	25.6	25
<i>Tsuga</i>	4	0	0.03	3.1	2
<i>Turpinia</i>	2	0	0.02	1.5	2
<i>Typha</i>	152.9	0	1.16	24.9	39
<i>Ulmus</i>	57.5	0	0.44	5.9	40

<i>Umbeliferae</i>	18.6	0	0.14	6.4	18
<i>Verbesina</i>	7.8	0	0.06	3	9
<i>Viola</i>	2.7	0	0.02	1.4	2
<i>Vitex</i>	14.9	0	0.11	2	17
<i>Vitis</i>	18.3	0	0.14	3.8	20
<i>Zanthoxylum</i>	68.7	0	0.52	6.9	52
<i>Zea</i>	38.5	0	0.29	5	39

Apéndice 3. Modelos de regresión lineal múltiple ajustados.

Cuadro A1. Modelos de regresión lineal múltiple ajustados para explicar la composición geoquímica en función de las variables ambientales. En todos los casos, $NMDS1 = X\beta$, donde X corresponde a las variables explicativas seleccionadas para cada modelo y β son los coeficientes estimados asociados con cada modelo. Cada fila representa un modelo diferente mostrando los coeficientes estimados de cada variable utilizada en él. Los modelos están ordenados de acuerdo con su valor de AIC mostrando solamente los 30 modelos con AIC más pequeño. El símbolo (-) indica la ausencia de la variable en el modelo. En rojo se destacan los modelos con un ΔAIC menor a 2.

β_0	Longitud	Latitud	PC1	PC2	NDVIp	NDVIe	HII	Elevación	Pendiente	Geología	AIC	DAIC
-1.55	-	-	0.57	-	-	-	-0.53	-	0.40	+	543.14	0.00
-1.67	-	-	-	-0.84	-	-	-0.48	-0.91	-	+	543.40	0.26
-1.65	-	-	0.63	-0.40	-	-	-0.50	-	-	+	543.45	0.31
-1.45	-0.40	-	0.83	-	-	-	-0.51	-	0.36	+	543.46	0.32
-1.58	-	-	-	-0.66	-	-	-0.49	-0.89	0.29	+	543.80	0.66
-1.56	-	-	0.61	-0.24	-	-	-0.50	-	0.27	+	544.18	1.04
-1.59	-0.34	-	-	-0.93	-	-	-0.47	-1.21	-	+	544.33	1.19
-1.56	-0.35	-	0.85	-0.33	-	-	-0.49	-	-	+	544.34	1.20
-1.49	-0.35	-	-	-0.75	-	-	-0.48	-1.20	0.30	+	544.66	1.51
-1.71	-	-	-	-0.75	0.24	-	-0.48	-0.70	-	+	544.80	1.66
-1.70	-	-	0.48	-0.41	0.24	-	-0.49	-	-	+	544.80	1.66
-1.54	-	-	0.76	-	-	-	-0.52	0.27	0.32	+	545.00	1.86
-1.64	-	-	1.01	-	-	-	-0.52	0.61	-	+	545.05	1.91
-1.48	-0.35	-	0.83	-0.18	-	-	-0.49	-	0.26	+	545.12	1.98
-1.58	-	-	0.53	-	-	-0.09	-0.52	-	0.37	+	545.25	2.11
-1.62	-0.41	-	0.70	-0.34	0.30	-	-0.48	-	-	+	545.27	2.13
-1.59	-	0.09	0.64	-	-	-	-0.53	-	0.42	+	545.30	2.16
-1.59	-0.50	-	0.89	-	-	-	-0.53	-	-	+	545.31	2.17
-1.63	-0.40	-	-	-0.83	0.29	-	-0.46	-1.00	-	+	545.34	2.19
-1.67	-	-	0.32	-0.64	-	-	-0.49	-0.49	-	+	545.43	2.29
-1.43	-0.56	-0.25	-	-0.82	-	-	-0.49	-1.15	-	+	545.44	2.30
-1.54	-	-	0.58	-	-0.02	-	-0.53	-	0.41	+	545.44	2.30
-1.49	-0.40	-	0.80	-	-	-0.09	-0.50	-	0.33	+	545.62	2.48
-1.64	-	-0.05	-	-0.81	-	-	-0.49	-0.86	-	+	545.64	2.50
-1.69	-	0.07	0.70	-0.41	-	-	-0.49	-	-	+	545.66	2.52
-1.66	-	-	-	-0.85	-	0.02	-0.48	-0.92	-	+	545.70	2.56
-1.48	-0.43	-	0.79	-	0.09	-	-0.51	-	0.33	+	545.71	2.57
-1.46	-0.38	-	0.91	-	-	-	-0.51	0.12	0.33	+	545.71	2.57
-1.66	-	-	0.62	-0.38	-	-0.04	-0.50	-	-	+	545.73	2.59
-1.41	-0.44	-0.06	0.80	-	-	-	-0.51	-	0.34	+	545.74	2.60

Cuadro A2. Modelos de regresión lineal múltiple ajustados para explicar la composición geoquímica en función de las variables ambientales. En todos los casos, $NMDS2 = X\beta$, donde X corresponde a las variables explicativas seleccionadas para cada modelo y β son los coeficientes estimados asociados con cada modelo. Cada fila representa un modelo diferente mostrando los coeficientes estimados de cada variable utilizada en él. Los modelos están ordenados de acuerdo con su valor de AIC mostrando solamente los 30 modelos con AIC más pequeño. El símbolo (-) indica la ausencia de la variable en el modelo. En rojo se destacan los modelos con un ΔAIC menor a 2.

β_0	Longitud	Latitud	PC1	PC2	NDVIp	NDVIe	HII	Elevación	Pendiente	Geología	AIC	DAIC
0.00	-0.68	-	-	-	-	0.50	0.23	-	-	-	520.45	0.00
0.00	-0.67	-	-	-	-	0.56	-	-	-	-	520.56	0.11
0.00	-	0.51	0.63	-	-0.82	0.68	0.24	-	0.51	-	520.79	0.34
0.00	-0.50	-	-	-	-0.30	0.42	0.23	-	-	-	520.80	0.35
0.00	-0.50	-	-	-	-0.30	0.47	-	-	-	-	520.86	0.41
0.00	-0.67	-	0.38	-	-0.46	0.49	-	-	-	-	520.86	0.41
0.00	-	0.46	0.64	-	-0.84	0.73	-	-	0.52	-	521.11	0.66
0.00	-0.66	-	0.35	-	-0.44	0.44	0.21	-	-	-	521.15	0.70
0.00	-0.57	-	0.43	-	-0.54	0.53	-	-	0.19	-	521.87	1.42
0.00	-0.32	0.38	0.64	-	-0.69	0.62	0.23	-	0.38	-	521.88	1.43
0.00	-0.35	0.33	0.65	-	-0.69	0.66	-	-	0.38	-	521.98	1.53
0.00	-0.52	-	-	-	-0.60	0.43	-	-0.46	0.30	-	522.00	1.55
0.00	-0.59	-	-	-0.14	-	0.57	0.24	-	-	-	522.09	1.64
0.00	-0.66	-	-	-0.45	-0.44	0.60	-	-0.67	-	-	522.10	1.65
0.00	-0.61	-	-	-	-0.41	0.42	-	-0.23	-	-	522.14	1.69
0.00	-0.65	-	-	-0.46	-0.43	0.56	0.22	-0.65	-	-	522.16	1.71
0.00	-0.79	-	0.17	-	-	0.59	-	-	-	-	522.20	1.75
0.00	-0.78	-	0.15	-	-	0.53	0.22	-	-	-	522.25	1.81
0.00	-0.61	-	-	-	-0.39	0.37	0.22	-0.21	-	-	522.31	1.86
0.00	-0.60	-	-	-0.12	-	0.62	-	-	-	-	522.32	1.87
0.00	-0.40	-	-	-	-0.34	0.50	-	-	0.14	-	522.39	1.94
0.00	-	0.55	0.68	-0.19	-0.74	0.79	0.27	-	0.43	-	522.47	2.02
0.00	-0.63	-	-	-	-	0.59	-	-	0.08	-	522.49	2.04
0.00	-0.57	-	0.40	-	-0.51	0.48	0.19	-	0.16	-	522.50	2.05
0.00	-0.65	-	-	-	-	0.52	0.22	-	0.06	-	522.52	2.07
0.00	-0.43	-	-	-	-0.33	0.44	0.22	-	0.11	-	522.57	2.12
0.00	-0.65	0.05	-	-	-	0.51	0.24	-	-	-	522.57	2.12
0.00	-0.70	-	-	-	-	0.50	0.23	-0.03	-	-	522.63	2.18
0.00	-0.71	-	-	-	-	0.56	-	-0.05	-	-	522.68	2.23
0.00	-0.68	-0.01	-	-	-	0.56	-	-	-	-	522.72	2.27

Cuadro A3. Modelos de regresión lineal múltiple ajustados para explicar los espectros de polen en función de variables ambientales. En todos los casos, $DCA1 = X\beta$, donde X corresponde a las variables explicativas seleccionadas para cada modelo y β son los coeficientes estimados asociados con cada modelo. Cada fila representa un modelo diferente mostrando los coeficientes estimados de cada variable utilizada en él. Los modelos están ordenados de acuerdo con su valor de AIC mostrando solamente los 30 modelos con AIC más pequeño. El símbolo (-) indica la ausencia de la variable en el modelo. En rojo se destacan los modelos con un ΔAIC menor a 2.

β_0	Longitud	Latitud	PC1	PC2	NDVIp	NDVIe	HII	Elevación	Pendiente	Geología	AIC	DAIC
0.23	0.15	-	-0.41	-	0.18	-0.13	-0.07	-0.54	-0.22	-	198.05	0.00
0.23	0.15	-	-0.41	-	0.19	-0.15	-	-0.52	-0.24	-	198.49	0.44
0.23	0.15	-	-0.51	-0.11	0.19	-0.11	-0.07	-0.70	-0.23	-	199.81	1.76
0.23	0.15	-	-0.53	-0.13	0.20	-0.12	-	-0.72	-0.24	-	199.92	1.86
0.23	-	-	-0.36	-	0.23	-0.14	-0.07	-0.54	-0.26	-	200.02	1.96
0.23	0.16	-	-0.55	-0.22	0.23	-	-0.08	-0.80	-0.24	-	200.20	2.15
0.23	-	-	-0.36	-	0.24	-0.16	-	-0.52	-0.27	-	200.25	2.20
0.23	0.16	0.02	-0.39	-	0.18	-0.12	-0.07	-0.52	-0.22	-	200.34	2.28
0.23	0.18	0.04	-0.36	-	0.18	-0.12	-	-0.48	-0.22	-	200.42	2.37
0.23	0.20	-	-0.41	-	-	-0.17	-0.08	-0.65	-0.16	-	200.72	2.67
0.23	0.16	-	-0.58	-0.26	0.25	-	-	-0.83	-0.26	-	200.88	2.82
0.23	0.17	-	-0.33	-	0.24	-	-0.09	-0.43	-0.23	-	200.95	2.89
0.23	0.22	0.09	-0.25	-	0.20	-	-0.07	-0.40	-0.20	-	201.12	3.07
0.23	0.24	0.12	-0.22	-	0.21	-	-	-0.36	-0.20	-	201.29	3.23
0.23	-	-0.06	-0.44	-	0.23	-0.17	-0.08	-0.59	-0.27	-	201.41	3.35
0.23	-	-	-0.47	-0.13	0.25	-0.13	-	-0.72	-0.28	-	201.66	3.61
0.23	-	-	-0.45	-0.11	0.24	-0.12	-0.07	-0.70	-0.27	-	201.75	3.69
0.23	0.21	0.08	-0.45	-0.18	0.22	-	-	-0.68	-0.22	-	201.79	3.74
0.23	0.20	0.05	-0.46	-0.17	0.21	-	-0.07	-0.70	-0.22	-	201.89	3.84
0.23	0.20	-	-0.41	-	-	-0.20	-	-0.63	-0.17	-	202.01	3.96
0.23	0.17	0.03	-0.49	-0.12	0.19	-0.10	-	-0.67	-0.23	-	202.09	4.04
0.23	-	-0.04	-0.41	-	0.25	-0.18	-	-0.55	-0.28	-	202.15	4.10
0.23	0.16	0.01	-0.50	-0.10	0.18	-0.10	-0.07	-0.69	-0.22	-	202.18	4.13
0.23	0.23	0.05	-0.35	-	-	-0.14	-0.08	-0.60	-0.15	-	202.54	4.49
0.23	-	-	-0.50	-0.23	0.29	-	-0.07	-0.82	-0.28	-	202.67	4.62
0.23	0.23	0.17	-	-	0.16	-	-	-0.21	-0.21	-	202.73	4.68
0.23	0.20	-	-0.48	-0.07	-	-0.16	-0.08	-0.76	-0.16	-	202.75	4.70
0.23	-	-0.07	-0.58	-0.14	0.24	-0.14	-0.08	-0.80	-0.28	-	202.86	4.80
0.23	0.17	-	-0.31	-	0.27	-	-	-0.39	-0.25	-	202.92	4.86
0.23	0.25	0.08	-0.32	-	-	-0.15	-	-0.56	-0.15	-	203.01	4.95

Cuadro A4. Modelos de regresión lineal múltiple ajustados para explicar los espectros de polen en función de variables ambientales. En todos los casos, $DCA2 = X\beta$, donde X corresponde a las variables explicativas seleccionadas para cada modelo y β son los coeficientes estimados asociados con cada modelo. Cada fila representa un modelo diferente mostrando los coeficientes estimados de cada variable utilizada en él. Los modelos están ordenados de acuerdo con su valor de AIC mostrando solamente los 30 modelos con AIC más pequeño. El símbolo (-) indica la ausencia de la variable en el modelo. En rojo se destacan los modelos con un ΔAIC menor a 2.

β_0	Longitud	Latitud	PC1	PC2	NDVIp	NDVIe	HII	Elevación	Pendiente	Geología	AIC	DAIC
0.05	-0.13	-	-	-	-	-	-	-	-0.12	-	100.43	0.00
0.05	-0.10	0.04	-	-	-	-	-	-	-0.11	-	101.23	0.79
0.05	-0.13	-	-0.24	-0.17	-	-	-	-0.36	-0.11	-	102.06	1.62
0.05	-0.14	-	-	-	-	-	-	-0.02	-0.12	-	102.34	1.91
0.05	-0.13	-	-	-	-	-	-0.01	-	-0.12	-	102.47	2.03
0.05	-0.12	-	-	-	-	0.01	-	-	-0.12	-	102.51	2.07
0.05	-0.12	-	-	-	-0.01	-	-	-	-0.12	-	102.56	2.12
0.05	-0.12	-	-0.01	-	-	-	-	-	-0.12	-	102.56	2.13
0.05	-0.13	-	-	0.00	-	-	-	-	-0.12	-	102.60	2.16
-0.03	-	0.09	-	-	-	-	-	-	-0.11	+	102.66	2.23
0.05	-0.08	0.06	-	-	-	0.03	-	-	-0.09	-	102.66	2.23
0.05	-	0.08	-	-	-0.07	-	-	-	-0.07	-	102.95	2.51
0.05	-	0.10	-	-	-	0.07	-	-	-0.06	-	102.99	2.56
0.05	-0.12	-	-0.26	-0.22	-	0.05	-	-0.42	-0.11	-	103.13	2.70
0.05	-0.08	0.05	-	-	-0.02	-	-	-	-0.10	-	103.14	2.71
0.05	-0.12	0.04	-	-	-	-	-	-0.02	-0.10	-	103.18	2.74
0.03	-0.11	-	-	-	-	-	-	-	-0.13	+	103.22	2.79
0.05	-0.11	0.04	0.00	-	-	-	-	-	-0.11	-	103.42	2.98
0.05	-0.10	0.04	-	-	-	-	0.00	-	-0.11	-	103.42	2.99
0.05	-0.10	0.04	-	0.00	-	-	-	-	-0.11	-	103.42	2.99
0.05	-	0.10	-	-	-0.12	-	-	-0.09	-	-	103.70	3.26
0.05	-	0.09	-	-	-0.05	0.04	-	-	-0.06	-	103.73	3.30
0.05	-	0.09	-	-0.05	-	0.08	-	-	-0.08	-	103.76	3.32
0.05	-0.13	-	-0.06	-	-	-	-	-0.07	-0.10	-	103.78	3.35
0.00	-0.06	0.06	-	-	-	-	-	-	-0.12	+	103.79	3.35
0.05	-0.12	-	-0.24	-0.18	-0.03	-	-	-0.38	-0.10	-	103.89	3.45
-0.03	-	0.08	-	-0.04	-	-	-	-	-0.13	+	103.97	3.53
0.05	-0.13	-	-	-	-0.03	-	-	-0.04	-0.11	-	104.22	3.78
0.05	-	0.10	-	-	-	0.07	-	-	-	-	104.22	3.79
-0.01	-	0.09	-	-	-	0.03	-	-	-0.09	+	104.23	3.79

Apéndice 4. Glosario de indicadores geoquímicos.

Titanio (Ti): El Ti no se encuentra libre en la naturaleza, pero es un componente común en minerales de silicato formadores de roca, principalmente de rocas ígneas, así como un sustituyente de cationes en minerales ricos en Fe (Milnes y Fitzpatrick, 1989; Kylander *et al.*, 2011; Davies *et al.*, 2015). En forma de rutilo (TiO_2), esfeno (CaTiSiO_5) e ilmenita (FeTiO_3), el Ti se asocia principalmente con las fracciones de grano grueso (limo y arena) durante el transporte de partículas (Calvert y Pedersen, 2007). Dado que el Ti no presenta alteraciones durante el transporte y el depósito se le considera un elemento conservativo cuya presencia en los sedimentos esta necesariamente relacionada con procesos erosivos (Davies *et al.*, 2015; Evans *et al.*, 2019). Las variaciones en las concentraciones de Ti reflejan cambios en la actividad e intensidad de los factores involucrados en la erosión (Haug *et al.*, 2001). En ambientes húmedos, estos últimos están representados principalmente por la escorrentía superficial derivada de la precipitación (Vázquez-Molina *et al.*, 2016; Franco-Gaviria *et al.*, 2020; Duarte *et al.*, 2021), mientras que en entornos áridos representaría a la actividad eólica (Davies *et al.*, 2015). Finalmente es importante señalar que este elemento no participa en procesos biológicos, de manera que su indicación es clara con respecto a los procesos abióticos mencionados (Evans *et al.*, 2019).

Zirconio (Zr): Elemento asociado con fases minerales terrígenas. Su presencia se asocia principalmente al circón (ZrSiO_4), mineral accesorio en rocas graníticas, por ende presente en sedimentos derivados de la meteorización y erosión de ellas (Milnes y Fitzpatrick, 1989). Los minerales de circón son resistentes al intemperismo, de manera que el Zr se transporta comúnmente en forma de sedimentos de tamaño de grano grueso (limo y arena). Como resultado de esto, el contenido de Zr en los sedimentos puede ser utilizado como un indicador de variaciones en el tamaño de grano y de entrada detrítica y, por lo tanto, como un indicador de erosión pluvial. (Calvert y Pedersen, 2007; Kylander *et al.*, 2011; Davies *et al.*, 2015). Al igual que el Ti, las concentraciones de Zr no se alteran por procesos diagenéticos y/o biogénicos que ocurren durante el transporte y/o depósito (Boës *et al.*, 2011). Además, también se utiliza como indicador de proximidad con el material parental, debido a su baja movilidad (Hernández-Hinojosa *et al.*, 2018).

Potasio (K): Elemento alcalino, relativamente móvil (soluble) que por meteorización química se libera de los minerales primarios como los aluminosilicatos y se adsorbe en los minerales de arcilla secundarios (*e.g.*, illita) (Kylander *et al.*, 2011; Roy *et al.*, 2012). Los minerales arcillosos se forman bajo diferentes regímenes de lixiviación determinados por la precipitación predominante (Calvert y Pedersen, 2007). Por ello, el K se ha utilizado como indicador de aporte de sedimentos, de variación en el tamaño de grano y del balance erosión-precipitación (Cohen, 2003; Davies *et al.*, 2015). En los lagos hipersalinos de cuenca cerrada, el K puede precipitarse en minerales autigénicos (Cohen, 2003). El depósito de K atmosférico derivado de la quema de combustibles y biomasa es otra fuente importante en las concentraciones de este elemento en los sedimentos (Davies *et al.*, 2015; Pompeani *et al.*, 2019).

Rubidio (Rb): Elemento alcalino y soluble presente en distintos silicatos, incluidos los minerales de mica, ortoclasa y arcilla, y abundante en rocas intrusivas como las pegmatitas (Kylander *et al.*, 2011; White, 2018). El rubidio no forma fases minerales discretas, pero debido a las similitudes de tamaño iónico, sustituye fácilmente al K en los minerales de aluminosilicatos (Calvert y Pedersen, 2007). La alta solubilidad del Rb en presencia de agua como resultado de la meteorización y la erosión de minerales como la biotita y la moscovita (micas) explica la entrada detrítica del elemento en los sedimentos lacustres (Simmons, 1998a). Por lo tanto, el Rb al igual que el K se ha utilizado como un indicador del incremento de arcillas y del balance erosión-precipitación (Davies *et al.*, 2015).

Hierro (Fe): Elemento abundante en la corteza terrestre, presente en diversos minerales, principalmente en minerales ferromagnesianos. Puede aparecer en forma de carbonato de hierro (*e.g.*, siderita y ankerita), de sulfuros (*e.g.*, pirita), o de óxidos (*e.g.*, goetita y limonita) (Fregenal-Martínez y Meléndez, 2010). Su origen puede ser volcánico, hidrotermal u orgánico. El Fe al igual que el Mn, entra a los lagos como granos minerales, óxidos, coloides o complejos orgánicos inalterados (Cohen, 2003). Una fuente abundante de Fe llega a través de la erosión de rocas cristalinas presentes en la cuenca de drenaje. Por esta razón, los cambios en la abundancia de Fe indican la entrada de sedimentos detríticos y actividad erosiva (Kylander *et al.*, 2011; Evans *et al.*, 2019). Sin embargo, el Fe también es un elemento inestable y sensible a las condiciones de óxido-reducción que tienen lugar

después del proceso de depósito (Boyle, 2001; Davies *et al.*, 2015). Por ejemplo, en condiciones reductoras, el Fe se vuelve soluble y se presenta como hierro ferroso (Fe^{2+}), mientras que en condiciones oxigenadas, el hierro se precipita en forma de hierro férrico (Fe^{3+}) (Davison, 1993). Por lo tanto, en condiciones reductoras el Fe se libera de los sedimentos, enriqueciéndose en la columna de agua y agotándose en los sedimentos del fondo. En consecuencia, los perfiles de Fe pueden proporcionar información sobre diferentes estados redox del agua: las altas y bajas concentraciones de Fe indican condiciones de mayor y menor oxigenación del fondo lacustre, respectivamente (Davison, 1993; Olivares-Casillas *et al.*, 2021).

Manganeso (Mn): Elemento traza presente en tres estados de valencia como Mn^{2+} , Mn^{3+} y Mn^{4+} en los ambientes terrestres (Calvert y Pedersen, 2007). Se encuentra en muchos minerales formadores de rocas como olivinos, piroxenos, hornblendas, biotitas, cloritas, serpentinitas, magnetitas, rodocrositas, entre otros, en los que con frecuencia el Mn^{2+} reemplaza al Fe^{2+} en la red cristalina (Davison, 1993). El Mn puede derivarse de la captación circundante como Mn^{2+} , a partir de la meteorización y erosión de rocas ígneas y metamórficas, utilizándose como indicador de transferencia de metales traza al sedimento lacustre (Tribovillard *et al.*, 2006; White, 2018). Además, la geoquímica del Mn es compleja y está afectada por procesos de reducción y oxidación que tienen lugar después del proceso de depósito (Boyle, 2001). En condiciones reductoras, el Mn se encuentra en forma soluble como Mn^{2+} (o como MnCl^+), pero como el Mn^{2+} es termodinámicamente inestable en aguas oxigenadas, este se oxida a especies altamente insolubles como oxi-hidróxidos de Mn^{3+} y Mn^{4+} [*e.g.*, MnO_2 y $\text{MnO}_3^+(\text{OH})$]. En consecuencia, el Mn se agota de los sedimentos del fondo en condiciones reductoras y se libera como Mn soluble del sedimento hacia la columna de agua (Calvert y Pedersen, 2007; Franco-Gaviria *et al.*, 2020). Los cambios en profundidad del lago, la productividad biológica, el proceso de depósito rápido de sedimentos, así como factores climáticos, provocan que el Mn se recicle activamente entre formas oxidadas y reducidas a través de un límite redox (Tribovillard *et al.*, 2006; Calvert y Pedersen, 2007; Kylander *et al.*, 2011; Davies *et al.*, 2015). Por lo anterior, la abundancia de Mn se utiliza como un indicador de condiciones ricas en oxígeno en el fondo lacustre (Davies *et al.*, 2015; Olivares-Casillas *et al.*, 2021).

Vanadio (V): Elemento traza presente en diferentes minerales como carnotita, roscoelita, vanadinita, bravoita y davidita, principalmente (Assem y Oskarsson, 2015). Existe en varios estados de oxidación, siendo los más comunes V^{+3} , V^{+4} y V^{+5} . La mayor cantidad de V se libera de forma natural por medio de la meteorización y la erosión de rocas ricas en V, mientras que la principal fuente antropogénica es la combustión de petróleo y carbón (Moore, 1991). El V que ingresa al lago se oxida rápidamente de la forma menos soluble (V^{3+}) proveniente de la entrada detrítica, a la forma más soluble (V^{5+}), que es el estado de oxidación más común en las aguas superficiales (Calvert y Pedersen, 2007). En condiciones ligeramente reductoras y en presencia de ácidos húmicos y fúlvicos, el V^{5+} se reduce a V^{4+} . En condiciones euxínicas (fuertemente reductoras), la presencia de H_2S liberado por la reducción de sulfato bacteriano hace que el V se reduzca aún más a V^{3+} (Tribovillard *et al.*, 2006). Dado que el equilibrio del V es sensible al potencial de oxidación-reducción y se enriquece principalmente en facies sedimentarias sin oxígeno, este elemento se utiliza como un indicador en la determinación de condiciones subóxicas-anóxicas con influencias detríticas mínimas (Tribovillard *et al.*, 2006; Sondi *et al.*, 2017).

Zinc (Zn): Elemento traza de naturaleza calcófila presente en sulfuros (*e.g.*, esfalerita, wurtzita), carbonatos (*e.g.*, smithsonita), silicatos (*e.g.*, willemita) y lutitas negras (Moore, 1991; Calvert y Pedersen, 2007). En los sistemas acuáticos, el Zn es un micronutriente esencial para las algas planctónicas, ya que funge como cofactor en las enzimas que median la fijación fotosintética de carbono (Peel *et al.*, 2009). Al ser un elemento sensible a las condiciones redox, en aguas superficiales y/o en alta disponibilidad de oxígeno, el Zn en su forma soluble (Zn^{2+}) se comporta como micronutriente, agotándose por la absorción de la biota autótrofa (Calvert y Pedersen, 2007). Por el contrario, en aguas más profundas y/o en condiciones reductoras, el Zn se libera mediante la descomposición de la materia orgánica y se enriquece en el sedimento, principalmente en asociación con piritita (Tribovillard *et al.*, 2006). En consecuencia, el Zn se ha utilizado como un indicador de la productividad y de condiciones reductoras (Tribovillard *et al.*, 2006; Vance *et al.*, 2016).

Calcio (Ca): Elemento alcalinotérreo presente en sulfuros (*e.g.*, yeso, anhidrita), silicatos (*e.g.*, plagioclasas y piroxenos) y carbonatos (*e.g.*, calcita, dolomita, aragonito) (Eugster y Hardie, 1978). El Ca comúnmente refleja la presencia de carbonatos en los

sedimentos lacustres (Cohen, 2003). El Ca también puede covariar con elementos litogénicos en entornos volcánicos y/o glaciares cuando se derivan de la captación de arrastre, actividad eólica y/o desarrollo del suelo en la cuenca (Davies *et al.*, 2015). La fuente autigénica principal de Ca se asocia con la precipitación de carbonatos de calcio que ocurre cuando los minerales disueltos en el agua alcanzan concentraciones de saturación por evaporación (Davies *et al.*, 2015; Evans *et al.*, 2019; Duarte *et al.*, 2021; Olivares-Casillas *et al.*, 2021). En conclusión, el Ca autigénico se utiliza como un indicador de salinidad y evaporación, mientras que el Ca alogénico sirve de indicador de entrada detrítica-erosión (Franco-Gaviria *et al.*, 2020; Duarte *et al.*, 2021; Olivares-Casillas *et al.*, 2021).

Estroncio (Sr): Elemento alcalinotérreo presente en rocas sedimentarias, principalmente en rocas carbonatadas (Brand *et al.*, 1998). También puede estar presente en el cemento carbonatado de rocas ígneas y metamórficas o en minerales de plagioclasas (Davidson, 1998). La distribución de Sr en las rocas sedimentarias se debe a su potencial para sustituir al Ca^{2+} en la red cristalina del CaCO_3 (principalmente en aragonito), o por la presencia de minerales como la celestita (SrSO_4) y la estroncionita (SrCO_3) (Brand *et al.*, 1998; Simmons, 1998b). En otras rocas, la distribución de Sr en feldespatos depende de la sustitución por K y de la fuerte adsorción de Sr en minerales de arcilla (Simmons, 1998b). En la fracción detrítica, el Sr se comporta de la misma manera que el Ca en regiones kársticas, aumentando en proporción bajo condiciones de erosión pluvial (Cohen, 2003). Además, el Sr en los sedimentos de los lagos está relacionado con la precipitación de carbonatos autigénicos, especialmente de SrCO_3 (Kylander *et al.*, 2011). Por todas estas razones, el Sr es utilizado como un indicador de evaporación, condiciones secas, salinidad, entrada clástica por erosión de materiales parentales y/o de precipitación autigénica de carbonatos (Sondi *et al.*, 2017; Franco-Gaviria *et al.*, 2020; Olivares-Casillas *et al.*, 2021).

Azufre (S): Elemento abundante en la corteza terrestre presente en estado nativo (S^0) pero predominantemente en forma de sulfuros (S_2^-) como pirrotita, pirita, calcopirita, esfalerita, galena, entre otros, y en forma de sulfatos (SO_4^-) como barita, celestita, yeso y anhidrita (White, 2018). Las fuentes principales de S en los lagos son la erosión de rocas en la cuenca circundante, el depósito atmosférico, la conexión con el océano y la descarga de aguas residuales (Holmer y Storkholm, 2001; Cohen, 2003). El S entra al lago en forma de

sulfatos inorgánicos y/o compuestos orgánicos que contengan S, y su sedimentación está relacionada con el comportamiento y la disponibilidad de Fe y materia orgánica (Cohen, 2003; Kern *et al.*, 2013). En condiciones anóxicas, los sulfatos disueltos son utilizados por bacterias sulfato-reductoras para oxidar la materia orgánica presente y formar sulfuros como H₂S. Los sulfuros producidos tanto en el sedimento como en la columna de agua pueden quedar permanentemente enterrados en los sedimentos o experimentar re-oxidación. Sin embargo, en presencia de Fe²⁺, el H₂S precipita para formar sulfuros de hierro como pirita, que finalmente quedan acumulados en los sedimentos (Cohen, 2003; Kasper *et al.*, 2013; Ding *et al.*, 2016). Por lo tanto, la abundancia de S se ha utilizado como un indicador de condiciones anóxicas, actividad microbiana y un alto contenido de materia orgánica (Kern *et al.*, 2013). Debido a que el sulfato es abundante en los océanos modernos, también se han utilizado las concentraciones de S para diferenciar entre sedimentos de origen marino y lacustre (Cohen, 2003; Davies *et al.*, 2015; Duarte *et al.*, 2021).

Carbono total (TC): El carbono se encuentra en una amplia variedad de compuestos en la Tierra, desde compuestos orgánicos reducidos en la biósfera hasta compuestos inorgánicos oxidados. El carbono orgánico es un componente importante de la materia orgánica, mientras que el carbono inorgánico se presenta principalmente como dióxido de carbono (CO₂), ácido carbónico (H₂CO₃), bicarbonato (HCO₃⁻) y carbonato (CO₃²⁻) (White, 2018).

Carbono inorgánico total (TIC): Los carbonatos son la forma más estable de carbono inorgánico en los sedimentos, por lo que el contenido de TIC se utiliza comúnmente como una medida indirecta del contenido de carbonatos. Los carbonatos pueden tener origen detrítico alóctono y/o pueden precipitarse como minerales en condiciones de saturación o por un incremento en la temperatura del agua (Gierlowski-Kordesch, 2010). Alternativamente, los carbonatos pueden derivarse de la precipitación biogénica o de restos biológicos como conchas de moluscos y ostrácodos, entre otros (Ito, 2001). Debido a ello, el contenido de TIC se utiliza como un indicador de carbonatos detríticos y/o precipitación de carbonatos asociada con bajos niveles de lagos y, por lo tanto, condiciones secas (Diaz *et al.*, 2017; Franco-Gaviria *et al.*, 2020).

Carbono orgánico total (TOC): El contenido de TOC es un indicador de la cantidad de materia orgánica en el sedimento puesto que aproximadamente 50% de ella es carbono (Meyers y Teranes, 2001; Last *et al.*, 2002). Las concentraciones de TOC se ven influenciadas por el grado de degradación que sufre la producción inicial de biomasa (Meyers, 2003). Otro factor que influye en el contenido de TOC es la disponibilidad de oxígeno. Por ejemplo, en condiciones ricas en oxígeno se favorece la degradación de detritos orgánicos, mientras que en condiciones reductoras la degradación se entorpece y se preserva mejor la materia orgánica en el sedimento (Kasper *et al.*, 2013). Por ello, el carbono orgánico total (TOC) se utiliza como un indicador para describir la cantidad de materia orgánica, además de reflejar la productividad y las condiciones anóxicas (Meyers y Teranes, 2001; Cohen, 2003; Meyers, 2003; Kasper *et al.*, 2013).

Nitrógeno total (TN): Contenido de nitrógeno orgánico e inorgánico de una muestra de sedimento (Last *et al.*, 2002). El nitrógeno es un nutriente importante para todos los productores primarios y puede estar presente en distintas formas químicas y en varios estados de oxidación (White, 2018). El depósito de nitrógeno atmosférico (N_2), el nitrógeno liberado por la erosión de rocas y el nitrógeno proveniente de restos orgánicos, son las principales fuentes de este elemento en los lagos (Talbot, 2001; Cohen, 2003). El N_2 entra al lago por el aire disuelto y es asimilado por organismos fijadores de N, depositándose posteriormente en el sedimento. Las especies inorgánicas como amonio (NH_4^+), nitrato (NO_3^-) y nitrito (NO_2^-) representan las principales fuentes de nitrógeno disponible para la productividad primaria (Talbot, 2001). Por su parte, el nitrógeno orgánico refleja el aporte de materia orgánica, ya sea de procedencia terrestre por la actividad de microorganismos fijadores de N_2 en el suelo, o de origen lacustre, derivada de organismos con alto contenido proteico como las algas (Talbot, 2001; Cohen, 2003; Meyers, 2003). Por todas estas razones, el contenido de TN indica procesos de eutrofización y/o productividad, asociados con la entrada de nutrientes desde fuentes alóctonas y autóctonas (Franco-Gaviria *et al.*, 2020).

Cociente TOC/TN (C/N): La relación entre el carbono orgánico total y el nitrógeno total se utiliza para distinguir la contribución relativa de la materia orgánica terrestre y la acuática a los sedimentos (Meyers y Teranes, 2001; Meyers, 2003). Las plantas y las algas son la fuente principal de materia orgánica que se almacena en los sedimentos (Meyers,

2003). Las plantas vasculares terrestres contienen grandes proporciones de tejido fibroso y son ricas en celulosa, mientras que las algas y las plantas no vasculares son pobres en celulosa y ricas en material proteico (Cohen, 2003; Meyers, 2003). Por lo tanto, la materia orgánica originada por algas y macrofitas (no vasculares) lacustres tiene valores típicos del cociente C/N que oscilan entre 4 y 10, mientras que la vegetación terrestre crea materia orgánica que alcanza valores mayores a 12 (Tyson, 1995; Meyers, 2003; Lamb *et al.*, 2006). Sin embargo, la relación C/N puede verse afectada dependiendo de las condiciones oxido-reductoras. Por ejemplo, en ausencia de oxígeno, la lenta descomposición de la biomasa terrestre con respecto a la acuática, llevaría a un cambio en el cociente C/N hacia valores más altos (Kasper *et al.*, 2013).

$\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$: La relación de isotopos estables de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) expresada como $\delta^{13}\text{C}$ refleja la dinámica del ciclo del carbono. La materia orgánica representa el principal depósito de carbono biogénico reducido en los lagos (White, 2018). La firma isotópica de carbono de la materia orgánica ($\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$) está controlada principalmente por el fraccionamiento isotópico que se da en las principales vías biosintéticas y por el contenido de ^{13}C de la fuente de carbono (Killops y Killops, 2004; White, 2018). Por ejemplo, las algas acuáticas discriminan en contra del isotopo más pesado (^{13}C) y utilizan preferentemente el isótopo más ligero (^{12}C) para la fotosíntesis. En consecuencia, la sedimentación de la materia orgánica de algas elimina ^{12}C de su fuente de carbono inorgánico disuelto (DIC) en el agua superficial. Conforme los suministros de DIC se agotan en las aguas superficiales, el fitoplancton discrimina menos en contra del ^{13}C y se produce un aumento posterior en los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ (Hodell y Schelske, 1998; Brenner *et al.*, 1999; Meyers, 2003). En consecuencia, los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ se pueden utilizar para evaluar los cambios en la productividad lacustre, indicando una mayor productividad cuando los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ son altos (Meyers y Teranes, 2001; Meyers, 2003).

La materia orgánica no solo proviene de fuentes acuáticas, sino también de fuentes terrestres, como la vegetación de la cuenca de captación. Sin embargo, distinguir las fuentes terrestres y acuáticas mediante los valores de $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ puede ser complicado (Meyers, 2003; Mays *et al.*, 2017). En primer lugar, la materia orgánica producida por el fitoplancton que utiliza CO_2 disuelto generalmente presenta valores isotópicos similares a la producida por las

plantas C₃ de la cuenca circundante. En segundo lugar, en condiciones alcalinas o cuando el CO₂ disuelto es limitado, las algas comienzan a utilizar HCO₃⁻ disuelto como fuente de carbono (Brenner *et al.*, 1999). Esto provoca un aumento en la firma isotópica de δ¹³C_{org} similar a la firma que tienen las plantas C₄ (Meyers, 2003). Por otro lado, es más fácil diferenciar isotópicamente las rutas fotosintéticas de la vegetación C₃ y C₄, puesto que discriminan ¹³C de manera diferente con respecto a su fuente de carbono (CO₂) (Meyers, 2003). Las plantas C₃ (árboles, arbustos y hierbas adaptados a condiciones húmedas) fijan el CO₂ atmosférico a través de la enzima ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa/oxigenasa (conocida con su nombre sintético de rubisco), formando dos moléculas de ácido 3-fosfoglicérico como compuesto intermedio (ciclo de Calvin). La baja afinidad de la rubisco por el CO₂ y el libre intercambio de CO₂ que existe entre la intemperie y las células del mesófilo, hacen que el proceso de fijación de carbono sea menos eficiente, lo que provoca grandes agotamientos de ¹³C observados en las plantas de C₃ (O'Leary, 1988; Last *et al.*, 2002; Kohn, 2010; Hoefs, 2015). A diferencia de las plantas C₃, las plantas C₄ (principalmente hierbas adaptadas a condiciones de estrés hídrico) incorporan CO₂ mediante la carboxilación de fosfoenolpiruvato (PEP) por medio de la enzima PEP carboxilasa, produciendo ácido oxaloacético (ciclo de Hatch-Slack). La alta afinidad de la PEP carboxilasa por el CO₂ y la capacidad de concentrar CO₂ dentro de sus células (en la capa interior de las células de la vaina del haz), hacen que las plantas C₄ fijen carbono con relativamente poco fraccionamiento (O'Leary, 1988; Huang *et al.*, 2001; Last *et al.*, 2002; Hoefs, 2015). Estas diferencias fisiológicas producen valores de δ¹³C inferiores a -20‰ para plantas C₃, y por encima de -17‰ para plantas C₄ modernas (O'Leary, 1988; Staddon, 2004; Lamb *et al.*, 2006; Kohn, 2010; Basu *et al.*, 2015). Sin embargo, en familias como Poaceae, en la que existen especies tanto C₃ como C₄, se ha reportado que los valores de δ¹³C menores a -19‰ corresponden a gramíneas C₃, mientras que valores mayores a -19‰ corresponden a gramíneas C₄ (Cerling *et al.*, 1997; Munroe *et al.*, 2021).

δ¹⁵N_{org}: La proporción de isótopos de nitrógeno ¹⁵N/¹⁴N en la materia orgánica sedimentada (δ¹⁵N_{org}) proporciona información sobre la dinámica del ciclo del nitrógeno, así como su fraccionamiento isotópico en el lago (Meyers y Teranes, 2001; Talbot, 2001; Leng *et al.*, 2006). Los insumos de nitrógeno procedentes tanto de las aguas superficiales y subterráneas, como del depósito atmosférico, incluyen partículas de nitrógeno orgánico

derivadas de las plantas y del suelo, así como nitrógeno inorgánico disuelto (DIN, por sus siglas en inglés) en forma de nitrato y amonio, principalmente (Leng *et al.*, 2006; White, 2018). El nitrógeno orgánico entrante se asienta para formar materia orgánica alóctona en el sedimento, mientras que el DIN participa en el ciclo interno del nitrógeno del lago. De esta manera, la asimilación de DIN por el fitoplancton genera nueva materia orgánica autóctona, que cuando se descompone libera nuevamente DIN y nitrógeno orgánico (Leng *et al.*, 2006). Durante la asimilación, el fitoplancton incorpora preferentemente ^{14}N del DIN provocando un enriquecimiento de ^{15}N en el DIN residual que posteriormente se deposita en los sedimentos (Hodell y Schelske, 1998; Botrel *et al.*, 2014). Por lo tanto, los valores de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ producidos en las aguas superficiales tienden a aumentar o disminuir a medida que la productividad aumenta o disminuye (Hodell y Schelske, 1998; Fan *et al.*, 2017). Sin embargo, a medida que los suministros de DIN se agotan, el fitoplancton discrimina menos contra el ^{15}N , lo que resulta en un enriquecimiento progresivo de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ (Hodell y Schelske, 1998; Jinglu *et al.*, 2007).

Factores distintos de la productividad primaria como cambios en la composición de especies planctónicas, la adición de heterótrofos y/o la presencia de fijadores de nitrógeno, pueden alterar los valores de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ de los sedimentos (Meyers y Teranes, 2001). Por ejemplo, el fraccionamiento isotópico asociado con la abundancia de cianobacterias fijadoras de N_2 genera valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ en comparación con la firma isotópica del fitoplancton fotosintético (Brenner *et al.*, 1999; Meyers, 2003). El DIN asimilado por las algas acuáticas tiene una firma isotópica $\delta^{15}\text{N}$ mayor que el N_2 utilizado por las plantas terrestres a través de los fijadores de nitrógeno del suelo (Meyers, 2003; O'Sullivan, 2003). En ese sentido, los valores de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ se pueden utilizar también para identificar fuentes de materia orgánica (Meyers, 2003).

Otros procesos asociados con el fraccionamiento isotópico de nitrógeno significativo son la nitrificación y la desnitrificación (Leng *et al.*, 2006). La nitrificación es un proceso mediado por diferentes organismos autótrofos en el cual el amonio se oxida a nitrato bajo condiciones oxigenadas. Este proceso se asocia con un fraccionamiento de $\delta^{15}\text{N}_{\text{org}}$ mayor a 20‰, sin embargo, cuando el nitrógeno está limitado el fraccionamiento se vuelve mínimo (Hoefs, 2015; White, 2018). La desnitrificación es el proceso por el cual el nitrato se reduce

a N₂ gaseoso en condiciones anóxicas. Durante la desnitrificación, el ¹⁴N se libera preferentemente del nitrato, produciendo un enriquecimiento sustancial de ¹⁵N en el DIN residual. Esta firma isotópica enriquecida en ¹⁵N se transfiere por asimilación a los productores primarios que viven en la columna de agua, reflejando un aumento en los valores de δ¹⁵N_{org} (Hoefs, 2015; Fan *et al.*, 2017; White, 2018).

BIBLIOGRAFÍA

- Assem, F. L., y A. Oskarsson. 2015. Vanadium. (pp. 1347-1367) en G. F. Nordberg, B. A. Fowler, y M. Nordberg (editores). *Handbook on the Toxicology of Metals*. Academic Press, San Diego, California.
- Basu, S., S. Agrawal, P. Sanyal, P. Mahato, S. Kumar, y A. Sarkar. 2015. Carbon isotopic ratios of modern C₃–C₄ plants from the Gangetic Plain, India and its implications to paleovegetational reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **440**:22-32.
- Boës, X., J. Rydberg, A. Martinez-Cortizas, R. Bindler, y I. Renberg. 2011. Evaluation of conservative lithogenic elements (Ti, Zr, Al, and Rb) to study anthropogenic element enrichments in lake sediments. *Journal of Paleolimnology* **46**:75-87.
- Botrel, M., I. Gregory-Eaves, y R. Maranger. 2014. Defining drivers of nitrogen stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$) of surface sediments in temperate lakes. *Journal of Paleolimnology* **52**:419-433.
- Boyle, J. F. 2001. Inorganic geochemical methods in palaeolimnology. (pp. 83-141) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Brand, U., J. O. Morrison, y I. T. Campbell. 1998. Strontium in sedimentary rocks. (pp. 600-603) en C. P. Marshall y R. W. Fairbridge (editores). *Geochemistry*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Brenner, M., T. J. Whitmore, J. H. Curtis, D. A. Hodell, y C. L. Schelske. 1999. Stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) signatures of sedimented organic matter as indicators of historic lake trophic state. *Journal of Paleolimnology* **22**:205-221.
- Calvert, S. E., y T. F. Pedersen. 2007. Elemental Proxies for Palaeoclimatic and Palaeoceanographic Variability in Marine Sediments: Interpretation and Application. (pp. 567-644) en C. Hillaire-Marcel y A. De Vernal (editores). *Developments in Marine Geology*. Springer, Amsterdam, Netherlands.
- Cerling, T. E., J. M. Harris, B. J. MacFadden, M. G. Leakey, J. Quade, V. Eisenmann, y J. R. Ehleringer. 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature* **389**:153-158.
- Cohen, A. S. 2003. *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford University Press, New York.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, M. S. Lozano-García, y S. Sosa-Nájera. 2013. Millennial-scale temperature change velocity in the continental northern Neotropics. *PLoS ONE* **8**:e81958.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, L. Pérez, A. Schwalb, y K. R. Cabrera. 2011. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene* **21**:681-692.
- Davidson, J. 1998. Strontium in igneous rocks. (pp. 599-600) en C. P. Marshall y R. W. Fairbridge (editores). *Geochemistry*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Davies, S. J., H. F. Lamb, y S. J. Roberts. 2015. Micro-XRF Core Scanning in Palaeolimnology: Recent Developments. (pp. 189-226) en I. W. Croudace y R. G. Rothwell (editores). *Micro-XRF Studies of Sediment Cores: Applications of a non-destructive tool for the environmental sciences*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Davison, W. 1993. Iron and manganese in lakes. *Earth-Science Reviews* **34**:119-163.

- Diaz, K. A., L. Perez, A. Correa-Metrio, J. F. Franco-Gaviria, P. Echeverria, J. Curtis, y M. Brenner. 2017. Holocene environmental history of tropical, mid-altitude Lake Ocotlito, Mexico, inferred from ostracodes and non-biological indicators. *Holocene* **27**:1308-1317.
- Ding, X., D. Li, L. Zheng, H. Bao, H.-F. Chen, y S.-J. Kao. 2016. Sulfur Geochemistry of a Lacustrine Record from Taiwan Reveals Enhanced Marine Aerosol Input during the Early Holocene. *Scientific Reports* **6**:38989.
- Duarte, E., J. Obrist-Farner, A. Correa-Metrio, y B. A. Steinman. 2021. A progressively wetter early through middle Holocene climate in the eastern lowlands of Guatemala. *Earth and Planetary Science Letters* **561**:116807.
- Eugster, H. P., y L. A. Hardie. 1978. Saline Lakes. (pp. 237-293) en A. Lerman (editor). *Lakes: Chemistry, Geology, Physics*. Springer, New York.
- Evans, G., P. Augustinus, P. Gadd, A. Zawadzki, y A. Ditchfield. 2019. A multi-proxy μ -XRF inferred lake sediment record of environmental change spanning the last ca. 2230 years from Lake Kanono, Northland, New Zealand. *Quaternary Science Reviews* **225**:106000.
- Fan, J., J. Xiao, R. Wen, S. Zhang, X. Wang, L. Cui, y H. Yamagata. 2017. Carbon and nitrogen signatures of sedimentary organic matter from Dali Lake in Inner Mongolia: Implications for Holocene hydrological and ecological variations in the East Asian summer monsoon margin. *Quaternary International* **452**:65-78.
- Franco-Gaviria, F., D. Caballero-Rodriguez, A. Correa-Metrio, L. Perez, A. Schwalb, S. Cohuo, y L. Macario-Gonzalez. 2018. The human impact imprint on modern pollen spectra of the Maya lands. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **70**:61-78.
- Franco-Gaviria, F., A. Correa-Metrio, F. Núñez-Useche, E. Zawisza, M. Caballero, B. Prado, M. Wojewódka, y G. Olivares. 2020. Millennial-to-centennial scale lake system development in the mountains of tropical Mexico. *Boreas* **49**:363-374.
- Fregenal-Martínez, M. A., y N. Meléndez. 2010. Lagos y sistemas lacustres. (pp. 299-395) en A. Arche (editor). *Sedimentología. Del Proceso Físico a la Cuenca Sedimentaria*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Gierlowski-Kordesch, E. H. 2010. Lacustrine Carbonates. (pp. 1-101) en A. M. Alonso-Zarza y L. H. Tanner (editores). *Carbonates in Continental Settings: Facies, Environments and Processes - Developments in Sedimentology*. Elsevier, Amsterdam.
- Haug, G. H., K. A. Hughen, D. M. Sigman, L. C. Peterson, y U. Röhl. 2001. Southward Migration of the Intertropical Convergence Zone Through the Holocene. *Science* **293**:1304.
- Hernández-Hinojosa, V., P. C. Montiel-García, J. S. Armstrong-Altrin, R. Nagarajan, y J. J. Kasper-Zubillaga. 2018. Textural and geochemical characteristics of beach sands along the western Gulf of Mexico, Mexico. *Carpathian Journal of Earth Environmental Sciences* **13**:161-174.
- Hodell, D. A., y C. L. Schelske. 1998. Production, sedimentation, and isotopic composition of organic matter in Lake Ontario. *Limnology and Oceanography* **43**:200-214.
- Hoefs, J. 2015. *Stable isotope geochemistry*. Springer-Verlag, Berlin.
- Holmer, M., y P. Storkholm. 2001. Sulphate reduction and sulphur cycling in lake sediments: a review. *Freshwater Biology* **46**:431-451.
- Huang, Y., F. A. Street-Perrott, S. E. Metcalfe, M. Brenner, M. Moreland, y K. H. Freeman. 2001. Climate change as the dominant control on glacial-interglacial variations in C₃ and C₄ plant abundance. *Science* **293**:1647-1651.

- Ito, E. 2001. Application of Stable Isotope Techniques to Inorganic and Biogenic Carbonates. (pp. 351-371) en W. M. Last y J. P. Smol (editores). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Jinglu, W., H. Chengmin, Z. Haihao, G. H. Schleser, y R. Battarbee. 2007. Sedimentary evidence for recent eutrophication in the northern basin of Lake Taihu, China: human impacts on a large shallow lake. *Journal of Paleolimnology* **38**:13-23.
- Kasper, T., P. Frenzel, T. Haberzettl, A. Schwarz, G. Daut, S. Meschner, J. Wang, L. Zhu, y R. Mäusbacher. 2013. Interplay between redox conditions and hydrological changes in sediments from Lake Nam Co (Tibetan Plateau) during the past 4000cal BP inferred from geochemical and micropaleontological analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **392**:261-271.
- Kern, A. K., M. Harzhauser, A. Soliman, W. E. Piller, y O. Mandic. 2013. High-resolution analysis of upper Miocene lake deposits: Evidence for the influence of Gleissberg-band solar forcing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **370**:167-183.
- Killops, S., y V. Killops. 2004. Carbon, the Earth and Life. (pp. 1-29) en S. Killops y V. Killops (editores). *Introduction to Organic Geochemistry*. Blackwell Publishing Ltd., Malden, Massachusetts.
- Kohn, M. J. 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C₃ plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**:19691-19695.
- Kylander, M. E., L. Ampel, B. Wohlfarth, y D. Veres. 2011. High-resolution X-ray fluorescence core scanning analysis of Les Echets (France) sedimentary sequence: new insights from chemical proxies. *Journal of Quaternary Science* **26**:109-117.
- Lamb, A. L., G. P. Wilson, y M. J. Leng. 2006. A review of coastal palaeoclimate and relative sea-level reconstructions using $\delta^{13}\text{C}$ and C/N ratios in organic material. *Earth-Science Reviews* **75**:29-57.
- Last, W. M., J. P. Smol, y H. J. B. Birks. 2002. *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal and Siliceous Indicators* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Leng, M. J., A. L. Lamb, T. H. E. Heaton, J. D. Marshall, B. B. Wolfe, M. D. Jones, J. A. Holmes, y C. Arrowsmith. 2006. Isotopes in lake sediments. (pp. 147-184) en M. J. Leng (editor). *Isotopes in Palaeoenvironmental Research*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- López-Esquivel, E. A. 2021. *Distribución de los espectros de polen y la vegetación parental en el espacio ambiental de una región del Norte de América tropical*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Mays, J. L., M. Brenner, J. H. Curtis, K. V. Curtis, D. A. Hodell, A. Correa-Metrio, J. Escobar, A. L. Dutton, A. R. Zimmerman, y T. P. Guilderson. 2017. Stable carbon isotopes ($\delta^{13}\text{C}$) of total organic carbon and long-chain n-alkanes as proxies for climate and environmental change in a sediment core from Lake Petén-Itzá, Guatemala. *Journal of Paleolimnology* **57**:307-319.
- Meyers, P. A. 2003. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic Geochemistry* **34**:261-289.

- Meyers, P. A., y J. L. Teranes. 2001. Sediment organic matter. (pp. 239-269) en W. M. Last y J. P. Smol (editores). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Milnes, A. R., y R. W. Fitzpatrick. 1989. Titanium and zirconium minerals. (pp. 1131-1205) en J. B. Dixon y S. B. Weed (editores). *Minerals in Soil Environments*. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin.
- Moore, J. W. 1991. *Inorganic Contaminants of Surface Water: Research and Monitoring Priorities*. Springer, New York.
- Munroe, S. E. M., F. A. McInerney, J. Andrae, N. Welti, G. R. Guerin, E. Leitch, T. Hall, S. Szarvas, R. Atkins, S. Caddy-Retalic, y B. Sparrow. 2021. The photosynthetic pathways of plant species surveyed in Australia's national terrestrial monitoring network. *Scientific Data* **8**:97.
- O'Leary, M. H. 1988. Carbon Isotopes in Photosynthesis. *BioScience* **38**:328-336.
- O'Sullivan, P. E. 2003. Palaeolimnology. (pp. 609-666) en P. E. O'Sullivan y C. S. Reynolds (editores). *The Lakes Handbook: Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Science, Malden, Massachusetts.
- Olivares-Casillas, G., A. Correa-Metrio, E. Zawisza, M. Wojewódka-Przybył, M. Blaauw, y F. Romero. 2021. Environmental variability during the last three millennia in the rain shadows of central Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **73**:A171220.
- Peel, K., D. Weiss, y L. Sigg. 2009. Zinc isotope composition of settling particles as a proxy for biogeochemical processes in lakes: Insights from the eutrophic Lake Greifen, Switzerland. *Limnology and Oceanography* **54**:1699-1708.
- Pompeani, D. P., A. L. Hillman, M. S. Finkenbinder, D. J. Bain, A. Correa-Metrio, K. M. Pompeani, y M. B. Abbott. 2019. The environmental impact of a pre-Columbian city based on geochemical insights from lake sediment cores recovered near Cahokia. *Quaternary Research* **91**:714-728.
- Roy, P. D., M. P. Jonathan, L. L. Pérez-Cruz, M. M. Sánchez-Córdova, J. D. Quiroz-Jiménez, y F. M. Romero. 2012. A millennial-scale late pleistocene-holocene palaeoclimatic record from the western Chihuahua Desert, Mexico. *Boreas* **41**:707-718.
- Simmons, E. C. 1998a. Rubidium: Element and geochemistry. (pp. 555-556) en C. P. Marshall y R. W. Fairbridge (editores). *Geochemistry. Encyclopedia of Earth Science*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Simmons, E. C. 1998b. Strontium: Element and geochemistry. (pp. 598-599) en C. P. Marshall y R. W. Fairbridge (editores). *Geochemistry. Encyclopedia of Earth Science*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Sondi, I., N. Mikac, N. Vdović, M. Ivanić, M. Furdek, y S. D. Škapin. 2017. Geochemistry of recent aragonite-rich sediments in Mediterranean karstic marine lakes: Trace elements as pollution and palaeoredox proxies and indicators of authigenic mineral formation. *Chemosphere* **168**:786-797.
- Staddon, P. L. 2004. Carbon isotopes in functional soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:148-154.
- Talbot, M. R. 2001. Nitrogen isotopes in palaeolimnology. (pp. 401-439) en W. M. Last y J. P. Smol (editores). *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.

- Tribovillard, N., T. J. Algeo, T. Lyons, y A. Riboulleau. 2006. Trace metals as paleoredox and paleoproductivity proxies: An update. *Chemical Geology* **232**:12-32.
- Tyson, R. V. 1995. Bulk Geochemical Characterization and Classification of Organic Matter: Carbon:Nitrogen Ratios and Lignin-Derived Phenols. (pp. 383-394) *en* R. V. Tyson (editor). *Sedimentary Organic Matter: Organic facies and palynofacies*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Vance, D., S. H. Little, C. Archer, V. Cameron, M. B. Andersen, M. J. A. Rijkenberg, y T. W. Lyons. 2016. The oceanic budgets of nickel and zinc isotopes: the importance of sulfidic environments as illustrated by the Black Sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* **374**:20150294.
- Vázquez-Molina, Y., A. Correa-Metrio, E. Zawisza, J. F. Franco-Gaviria, L. Perez, F. Romero, B. Prado, F. Charqueno-Celis, y M. Esperon-Rodriguez. 2016. Decoupled lake history and regional moisture availability in the middle elevations of tropical Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **33**:355-364.
- White, W. M. 2018. *Encyclopedia of Geochemistry: A Comprehensive Reference Source on the Chemistry of the Earth*. Springer International Publishing.