



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA**  
**INSTITUTO DE GEOLOGÍA**

---

Recambio y composición de la vegetación de la cuenca del lago de Chalco durante el Pleistoceno (*ca.* 150 - 36 ka) desde la perspectiva de análisis de redes.

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

PRESENTA:

**MANUEL ALEJANDRO ZEPEDA PIRRON**

TUTORA:

Dra. **MARÍA DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA**  
Instituto de Geología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. **BEATRIZ ORTEGA GUERRERO**  
Instituto de Geofísica, UNAM

Dra. **ALICIA MASTRETTA YANES**  
Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad

Ciudad de México, enero 2023.



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.

**Recambio y composición de la vegetación de la  
cuenca del lago de Chalco durante el Pleistoceno  
(*ca.* 150 – 36 ka) desde la perspectiva de análisis  
de redes.**

Maestría en Ciencias de la Tierra

Instituto de Geología

Universidad Nacional Autónoma de México

Alumno: Manuel Alejandro Zepeda Pirron  
Tutora: Dra. María del Socorro Lozano García

Enero, 2023

# Índice general

<b>1. Introducción</b>	<b>8</b>
<b>2. Marco Teórico</b>	<b>10</b>
2.1. Análisis de redes . . . . .	10
2.2. Construcción de la matriz de adyacencia . . . . .	11
2.3. Métricas asociadas a una red . . . . .	12
2.4. Detección de comunidades o subgrupos . . . . .	14
2.5. Análisis de redes en paleoecología . . . . .	15
<b>3. Marco de la investigación</b>	<b>17</b>
3.1. Antecedentes . . . . .	17
3.2. Planteamiento del problema . . . . .	18
3.3. Justificación . . . . .	19
3.4. Hipótesis . . . . .	20
3.5. Objetivos . . . . .	20
3.5.1. Objetivo general . . . . .	20
3.5.2. Objetivos específicos . . . . .	20
<b>4. Materiales y Métodos</b>	<b>22</b>
4.1. Sitio de estudio . . . . .	22
4.1.1. Historia geológica de la Cuenca de México . . . . .	22
4.1.2. Depósitos lacustres . . . . .	25
4.1.3. Comunidades vegetales actuales . . . . .	25
4.2. Datos palinológicos . . . . .	28
4.3. Análisis de datos . . . . .	29
4.3.1. Construcción de matrices de adyacencia . . . . .	29
4.3.2. Detección de comunidades . . . . .	32
4.3.3. Software de análisis . . . . .	33
<b>5. Resultados</b>	<b>34</b>
5.1. Red de muestras y agrupamiento . . . . .	34
5.2. Red bipartita: <i>Taxa</i> ancla en redes libres de escala. . . . .	39

<b>6. Discusión</b>	<b>52</b>
6.1. Ecología de los grupos de Louvain . . . . .	52
6.2. Paleocomunidades en el tiempo . . . . .	56
6.3. Resiliencia y puntos de no retorno de las comunidades vegetales . . . . .	63
6.4. Uso futuro y aportes de las Paleoredes . . . . .	66
<b>7. Conclusiones</b>	<b>68</b>

# Declaración

Declaro conocer el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, plasmado en la Legislación Universitaria. Con base en las definiciones de integridad y honestidad ahí especificadas, aseguro mediante mi firma al calce que el presente trabajo es original y enteramente de mi autoría. Todas las citas y referencias a la obra de otros autores aparecen debida y adecuadamente señaladas, así como acreditadas mediante los recursos editoriales convencionales.

Manuel Alejandro Zepeda Pirron

# Agradecimientos institucionales

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, al Posgrado en Ciencias de la Tierra y al Instituto de Geología por permitirme realizar mis estudios de posgrado; incluso en tiempos tan inciertos como 2020.

Agradezco además al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico brindado sin el cual la presente investigación no hubiera podido realizar.

Agradezco a las y los profesores que dedicaron su tiempo y esfuerzo en mi aprendizaje.

Agradezco infinitamente la asesoría de mi tutora, la Dra. María del Socorro Lozano García por su guía, paciencia, constante retroalimentación y capacidad para adecuarse a una dinámica de trabajo extraordinaria.

Agradezco a la Dra. Beatriz Ortega Guerrero y a la Dra. Alica Mastretta Yanes por ser parte de mi comité tutorial y por aportar sus conocimientos al desarrollo de la presente investigación.

Finalmente, agradezco al Dr. Ken Oyama Nakagawa y la Dra. Blanca Lorena Figueroa Rangel por sus valiosos comentarios y retroalimentación a la presente investigación.

# Agradecimientos personales

Agradezco

A Graciela por su cariño incondicional, paciencia y valentía.

A Diego por su alegría, comprensión y confianza.

A Aranza, Daniella y Eliasib por su amistad y cariño.

A Arturo por hacer que lo complicado parezca sencillo.

A Alexei, Andrés y Jorge por su apoyo y confianza en los días grises y soleados.

A Diego y Evelin por recordarme los lugares donde puedo ser y estar.

A Abril, Carmen, Montserrat y Natalia por su compañía en la travesía del Posgrado a distancia y por enseñarme que a pesar de la lejanía es posible establecer nuevas amistades.

A Matías y Paloma por seguir estando presentes a pesar de los nuevos caminos que emprendemos.

A Manuel por su compañerismo, guía y camaradería tanto en los momentos difíciles e inciertos como en los alegres y tranquilos.

A todas estas personas, mi gratitud, amistad, cariño y admiración.



# Resumen

El cambio climático es un fenómeno cada vez más estudiado y se han llevado a cabo múltiples esfuerzos para entender su comportamiento y sus efectos sobre la distribución de las especies en el futuro. Sin embargo, las variaciones climáticas han sido una constante a lo largo del tiempo geológico, como el Cuaternario que se caracteriza por tener oscilaciones climáticas entre periodos de enfriamiento y calentamiento.

Los estudios palinológicos permiten identificar los patrones de distribución de la vegetación en el tiempo y sus características ecológicas. Este tipo de datos en zonas continentales se obtienen mediante la extracción de núcleos de sedimento en ambientes de depósito tales como los lagos. La cuenca de México es particularmente interesante debido a su ubicación geográfica y características topográficas, pues se localiza en la zona de convergencia intertropical a una altitud que va de los 2,250 hasta 5,400 msnm, presentando distintos climas.

Los estudios que cuantifican el recambio de la vegetación se realizan mediante conteos de polen. Si bien, existen distintas maneras de analizar los datos palinológicos, la metodología de Análisis de Redes aún no ha sido utilizada a pesar de que permite explorar los cambios en composición y recambio de especies o *taxa* para largos periodos de tiempo.

El objetivo de este trabajo es aplicar el Análisis de Redes al estudio del recambio composicional y resiliencia de la paleovegetación en la cuenca del Lago de Chalco durante el Pleistoceno tardío (150-36 Ka) con base en el registro palinológico de la secuencia CHA08. El índice de similitud Bray-Curtis fue utilizado para cuantificar el recambio de *taxa* entre las muestras y, mediante el algoritmo de Louvain, se realizó un análisis de detección de comunidades en la red resultante.

La red de muestras cuenta con 404 nodos y 7,462 enlaces (9.16% del máximo posible) Mediante el análisis de comunidades se detectaron cinco grandes grupos de nodos que comprenden el 98% de las muestras. El porcentaje restante se compone por nodos aislados de la componente gigante, los cuales indican eventos con cambios abruptos en la vegetación. Los *taxa* más frecuentes en el registro son los géneros de *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, *Abies*, *Artemisia*, *Cupressus/Juniperus* y *Picea*, así como las familias Amaranthaceae, Asteraceae y Poaceae. Estos mismos *taxa* son los conectores con el resto de elementos en la red.

Al contrastar el cambio de los grupos de Louvain a lo largo del tiempo con indicadores geoquímicos fue posible identificar procesos de cambio a escala global, regional y local en los que la vegetación pudo retornar a condiciones previas o migrar a nuevas configuraciones. Los procesos globales se refieren a los cambios en la cantidad de energía que llega al planeta desde el Sol, mientras que los procesos regionales están relacionados con la estacionalidad y la precipitación. A su vez, los procesos locales están vinculados a eventos de incendios y erupciones volcánicas. Por ejemplo, en la parte más antigua del registro, los procesos globales provocan cambios en la vegetación, mientras que los procesos locales son los principales responsables de los cambios en la composición de la vegetación en los sedimentos más recientes.

Gracias al Análisis de Redes fue posible estimar la resiliencia del ecosistema, aspecto de gran importancia ante escenarios de calentamiento global.

# Abstract

Climate change is an increasingly studied phenomenon and multiple efforts have been carried out to understand its behavior and effects on the distribution of species in the future. However, climatic variations have been a constant throughout geological time, such as the Quaternary which is characterized by having climatic oscillations between periods of cooling and warming.

Palynological studies allow the identification of vegetation distribution patterns over time and their ecological characteristics. This type of data in continental zones is obtained by extracting sediment cores in depositional environments such as lakes. Mexico's basin is particularly interesting due to its geographical location and topographical characteristics, since it is located in the Intertropical Convergence Zone at an altitude ranging from 2,250 to 5,400 m.a.s.l., thus presenting different climates.

Studies that quantify vegetation turnover are carried out through pollen counts. Although there are different ways to analyze palynological data, the Network Analysis methodology has not yet been used even though it allows exploring changes in composition and turnover of species or taxa over long periods of time.

The objective of this work is to apply Network Analysis to the study of compositional turnover and resilience of paleovegetation in the Chalco lake basin during the Late Pleistocene (150-36 ky) based on the palynological record of the CHA08 sequence. The Bray-Curtis similarity index was used to quantify the taxa turnover between the samples and, using the Louvain algorithm, a community detection analysis was performed on the resulting network.

The sample network has 404 nodes and 7,462 links (9.16% of the maximum possible). Through the community analysis, five large node groups were detected comprising 98% of the samples. The remaining percentage is made up of isolated nodes of the giant component, which indicate events with abrupt changes in vegetation. The most frequent taxa in the record are the genera *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, *Abies*, *Artemisia*, *Cupressus/Juniperus* and *Picea*, as well as the families Amaranthaceae, Asteraceae and Poaceae. These same taxa are the connectors with the rest of the network elements.

By contrasting the Louvain group changes over time with geochemical data it was possi-

ble to identify change processes on global, regional and local scales where vegetation could return to previous conditions or migrate to new configurations. Global processes refer to changes in the amount of energy reaching the planet from the Sun, while regional processes are related to seasonality and rainfall. In turn, local processes are linked to fire events and volcanic eruptions. Although the processes act simultaneously, some are more important during specific periods. For example, in the record's oldest part, global processes drive vegetation changes, whereas local processes lead to changes in vegetation composition in the most recent sediments.

Thanks to Network Analysis, it was possible to estimate ecosystem resilience, a priority aspect in the face of global warming scenarios.

# Capítulo 1

## Introducción

El cambio climático es un fenómeno cada vez más estudiado y se han llevado a cabo múltiples esfuerzos para entender su comportamiento y sus efectos sobre la distribución de las especies en el futuro. Sin embargo las variaciones climáticas han sido una constante a lo largo del tiempo geológico, como el Cuaternario que se caracteriza por tener oscilaciones climáticas entre periodos de enfriamiento y calentamiento (PAGES, 2016).

Ante las oscilaciones climáticas, las especies modifican su rango de distribución tanto latitudinal como altitudinalmente. El efecto en la distribución latitudinal de las especies por cambios en el clima consiste en que algunas especies de zonas templadas pudieron migrar hacia latitudes intertropicales durante periodos glaciales, mientras que las especies de zonas cálidas pudieron extender su distribución hacia altas latitudes en periodos interglaciales (Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998).

La distribución altitudinal de las especies se altera cuando hay cambios en el clima de tal manera que durante los periodos interglaciales, especies de zonas bajas son capaces de ascender, mientras que en periodos glaciales, las especies de zonas altas pueden descender y migrar latitudinalmente hacia otros sitios. En una transición glacial-interglacial, las especies tolerantes a bajas temperaturas ascienden a las montañas y quedan restringidas a estas zonas (Mastretta-Yanes et al., 2015).

Estudios palinológicos permiten identificar los patrones de distribución de la vegetación en el tiempo y las características ecológicas en las que habitaba la paleovegetación. La obtención de este tipo de datos en zonas continentales se lleva a cabo mediante la extracción de núcleos de sedimento de ambientes de depósito, tales como los lagos.

Estudiar los sedimentos lacustres de la Cuenca de México, ubicada en la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM), ha permitido vislumbrar los cambios climáticos y ambientales ocurridos en esta región en los últimos miles de años (Lozano-García et al., 2005; Ortega Guerrero et al., 2015). La Cuenca de México es particularmente interesante debido a su ubicación geográfica y características topográficas, pues se localiza en la Zona de Convergencia Inter-

tropical (ZCIT) a una altitud que va de los 2250 msnm en la planicie del valle hasta cerca de 5400 msnm en la cima de los estratovolcanes Popocatepetl e Iztaccíhuatl, convirtiéndola en un sitio con clima de montaña (Brown et al., 2019).

La Cuenca de México es una zona geológicamente activa cuya formación inició durante el Pleistoceno Temprano y continuó hasta el Holoceno, sus depósitos de sedimentos contienen evidencia de múltiples procesos biológicos, hidrológicos y tectónico-geológicos de gran importancia para el desarrollo de asentamientos humanos (Arce et al., 2013; Macías et al., 2012).

# Capítulo 2

## Marco Teórico

### 2.1. Análisis de redes

Una red es un conjunto de nodos (comúnmente expresados como polígonos geométricos) que se encuentran conectados mediante aristas o enlaces (líneas). Los nodos pueden ser cualquier tipo de “actores” o elementos que comparten características entre sí, mientras que las aristas son una representación de algún tipo de relación. Así, una red puede estar compuesta por personas, lugares, especies o cualquier conjunto de elementos que tengan características en común.

La información básica de una red es el nombre de los nodos y las relaciones que hay entre otros nodos; es decir, las aristas asociadas a cada nodo. Sin embargo, los nodos y aristas pueden contener más información. Por ejemplo, en el caso de una red de transporte urbano los nodos podrían ser las estaciones por las que pasa el transporte, mientras que las aristas pueden representar las conexiones directas con otras estaciones.

El anterior sería un caso simple de una red, pues las aristas únicamente representan la conexión física entre estaciones, de tal manera que tienen un valor de “0” cuando no hay conexión y “1” cuando sí la hay. En contraste, esta red podría contener más que sólo información binaria (0, 1) al contabilizar el número de usuarios que pasan de una estación (nodo) a otra. Con esta red se podría ver la movilidad urbana por el sistema de transporte e identificar fenómenos socio-demográficos como los puntos de partida y llegada de las personas.

Cabe resaltar que una red no “conoce” acerca de la composición y dinámica de la movilidad urbana en una ciudad determinada, pero puede ser capaz de detectar patrones en la movilidad de la población como las zonas de mayor o menor afluencia (Luke, 2015).

El análisis de redes consiste en visualizar la red, describir sus características generales y particulares, así como construir modelos estadísticos sobre la estructura y dinámica de la red. El análisis de redes tiene sus bases en la teoría de grafos y en topología y puede utilizar-

se en distintas áreas de conocimiento (Luke, 2015).

Entre los modelos para describir el comportamiento de las redes se encuentran tres grandes tipos de red; redes aleatorias tipo Erdős-Renyi, redes de mundo pequeño y redes libres de escala (Barabási y Albert, 1999).

Las primeras consisten en que los enlaces entre un conjunto de nodos  $K$  ocurren con una probabilidad  $P$ , de tal forma que todos los enlaces son equiprobables. Si bien, este tipo de redes es poco realista para modelar múltiples fenómenos naturales o sociales, funcionan como un punto de comparación entre procesos estocásticos y determinísticos.

Por su parte, las redes de mundo pequeño (*small world network*) consisten en un punto intermedio entre las redes regulares y las redes aleatorias. Las redes con estructura regular, también llamadas *lattice*, son aquellas en las que todos sus nodos tienen la misma cantidad de vecinos y cuentan con una estructura definida; es decir, que el enlace entre los nodos está determinado por las características de la red. En las redes aleatorias del tipo Erdős-Renyi, en cambio, es el azar quien define la estructura y propiedades de la red. Watts y Strogatz (1998) describen a las redes de mundo pequeño como un ensamble de nodos que siguen una estructura regular en general, pero con conexiones probabilísticas entre nodos separados. A través de dichos enlaces es muy sencillo conectar nodos muy separados entre sí, por lo que el diámetro de la red disminuye considerablemente.

Finalmente, las redes libres de escala fueron descritas por Barabási y Albert 1999, encontrando que la distribución del grado de los nodos en la red sigue una ley de potencias. Así, observaron que muchos nodos tienen pocas conexiones y, por el contrario, pocos nodos tienen gran cantidad de enlaces. En los primeros dos modelos es poco probable que se encuentren nodos hiperconectados, mientras que con este modelo es mucho más frecuente observar nodos que dominen la conectividad de la red. Este tipo de redes permiten la adición continua de nuevos nodos a la red y eliminan el supuesto de que la probabilidad de unión entre los enlaces son iguales.

## 2.2. Construcción de la matriz de adyacencia

Cualquier red simple está construida a partir de una matriz cuadrada<sup>1</sup>. En este tipo de redes se establecen relaciones o mediciones entre nodos u “objetos”. Por ejemplo, en la imagen 2.1, la matriz  $A$  construye su respectiva red.

Cuando una matriz es triangular o especular, entonces la red es no dirigida; por el contrario, si la matriz no es especular, entonces la red es dirigida. La matriz de adyacencia puede contener valores distintos a 0 y 1. Si ese es el caso, se dice que la red contiene pesos. La red  $A$  es un

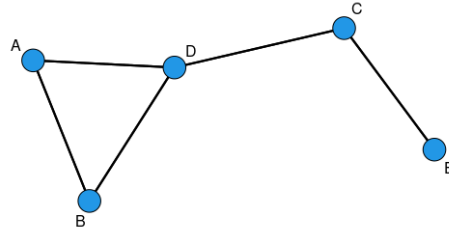
---

<sup>1</sup>Las redes bipartitas por lo general no se construyen a partir de matrices cuadradas, sino rectangulares.



	A	B	C	D	E
A	0	1	0	1	0
B	1	0	0	1	0
C	0	0	0	1	1
D	1	1	1	0	0
E	0	0	0	0	0

(a) Matriz A



(b) Red A

Figura 2.1: Matriz generadora de la red

caso de red sin peso y no dirigida.

### 2.3. Métricas asociadas a una red

Existen varias métricas para analizar las características topológicas de una red, pero Luke (2015) considera especialmente relevantes: el tamaño, la densidad o probabilidad de enlace, la cantidad de grupos, la compactación de la red y el agrupamiento entre los miembros de la red. Además, es importante considerar la distribución del grado (Barabási y Albert, 1999).

El tamaño se refiere simplemente a la cantidad de nodos que pertenecen a la red, expresados regularmente con la letra  $N$ . La densidad, en cambio, se refiere a la proporción entre la cantidad de enlaces en la red y el número máximo de enlaces posible, de manera tal que la densidad se encuentra en un rango entre 0 y 1. La cantidad de grupos o componentes se refiere a los subgrupos dentro de la red, cuya obtención se aborda en el siguiente apartado.

La compactación de la red o distancia geodésica máxima se relaciona con el grado de interconexión entre los nodos; es decir, el número mínimo de nodos o “pasos” que separan a dos nodos. Para obtener la compactación o “diámetro” de una red es necesario calcular el número de pasos que separan a todos los nodos entre sí y seleccionar en valor mayor. Esta métrica identifica la cantidad máxima de nodos por las que tiene que pasar la información para abarcar toda la red.

El coeficiente de agrupamiento es un reflejo de la transitividad, la cual está definida como la proporción entre triángulos cerrados (tres nodos interconectados) y el total de triángulos abiertos (tres nodos de los cuales uno está conectado con los otros dos, pero los dos restantes no están conectados entre sí) y cerrados. Este coeficiente se distribuye en el rango entre 0 y 1.

El grado de un nodo se refiere a la cantidad de enlaces que tiene. Es posible identificar distintos tipos de red en función de la distribución del grado que sigan los nodos, que denota

la frecuencia con que aparecen nodos con  $K$  enlaces. Dentro de la distribución del grado es importante conocer los parámetros de dispersión como media o desviación respecto a la media.

El primer tipo de red es aquella en la que todos los nodos de la red tienen la misma cantidad de enlaces, por lo que el grado promedio es igual al número de enlaces de cualquier nodo. A esta red se le conoce como regular o de tipo *lattice*. Un ejemplo de este tipo de red es la unión de átomos en el grafeno.

El segundo tipo de red es aquella en la que la unión entre cada par de nodos está dada por una función de probabilidad constante; es decir, la unión entre dos nodos A y B es igual a la probabilidad de unión entre B y C. Esta red se le conoce como del tipo Erdős-Rényi. El grado de este tipo de redes sigue una distribución de Poisson; es decir, la probabilidad de que un nodo tenga  $K$  enlaces varía dependiendo de la proximidad al promedio ( $\langle K \rangle$ ). Un ejemplo es la red de carreteras en las que los nodos constituyen centros urbanos y los enlaces las vías de comunicación que conectan dichos centros.

Otro tipo de redes son las llamadas redes de mundo pequeño o *small-world network*, las cuales fueron propuestas por Watts y Strogatz 1998. Este tipo de redes suponen que cualquier par de nodos en la red están conectados a través de una pequeña cantidad de nodos, haciendo que la distancia máxima dentro de la red ( $\langle d \rangle$ ) sea:

$$\langle d \rangle \approx \frac{\ln N}{\ln \langle K \rangle} \quad (2.1)$$

donde  $N$  es el número de nodos y  $\langle K \rangle$  es el grado promedio.

Algunas redes que tienen esta propiedad son WWW, internet, colaboraciones científicas y actores de Hollywood, entre otras (Barabási y Pósfai, 2016).

Finalmente, es posible encontrar las redes libres de escala (*scale-free networks*) propuestas por Barabási y Albert en 1999. Estas redes se distinguen porque la distribución de grado que siguen (ec. 2.2) está relacionada con leyes de potencias en las que el exponente  $\gamma$  indica propiedades relevantes de la estructura que tiene la red.

$$p(k) = (\gamma - 1) k_{min}^{\gamma-1} k^{-\gamma} \quad (2.2)$$

Este tipo de distribución permite explicar la presencia de escasos nodos con gran cantidad de enlaces (llamados *hubs*) y, por el contrario, gran cantidad de nodos con pocos enlaces. Los nodos *hubs* presentan un número  $K$  sumamente superior a  $\langle K \rangle$ . Este tipo de redes son muy comunes cuando la red presenta evolución temporal y adición de nodos debido a que la formación de enlaces entre dos nodos depende de la cantidad de enlaces que tienen ambos

nodos. A este fenómeno se le conoce como enlace preferencial y está presente en múltiples procesos sociales y biológicos.

Si el coeficiente  $\gamma \leq 2$ , se considera que el régimen de la red es anómalo y que sólo es posible detectar este tipo de redes cuando no hay demasiados nodos. La particularidad de este régimen es que hay un nodo que está unido a todos los demás, por lo que si se incrementa el número de nodos ( $N$ ), el grado del nodo central crecerá más rápido que  $N$ . Si  $2 < \gamma < 3$ , entonces la red es del tipo de ultra mundo pequeño, pues la distancia de una red con  $N$  nodos es  $\ln(\ln(N))$ ; es decir, la distancia entre dos nodos disminuye drásticamente gracias a la presencia de los *hubs*. Por último, si  $\gamma \geq 3$ , entonces se considera que la red libre de escala sigue un régimen aleatorio y ocasiona que los *hubs* tengan menos enlaces y sean menos abundantes.

## 2.4. Detección de comunidades o subgrupos

Una manera de interpretar los subgrupos dentro de un red es a través de la cohesión; subgrupos cohesivos son un conjunto de nodos que tienen fuertes interconexiones entre sí. A lo largo del tiempo se han desarrollado métodos que permiten detectar sub-grupos o comunidades. Algunos de ellos se basan en búsquedas heurísticas y otros en algoritmos definidos que no sólo buscan agrupar nodos con base en los nodos internos, sino en la relación entre los nodos de cada grupo con nodos de un grupo distinto. El diseño de los procedimientos para detectar comunidades se basan en identificar grupos cohesivos que tengan pocas relaciones con otros grupos (Luke, 2015).

Un elemento común entre los métodos de detección de comunidades es la modularidad, la cual mide la estructura de la red a partir del agrupamiento entre nodos que presentan mayor densidad al interior del grupo y menor densidad fuera de él. Los métodos de detección buscan maximizar la modularidad, mediante la clasificación de los nodos en “grupos verdaderos”. La modularidad se mide como la fracción de aristas que se encuentran dentro de los grupos menos la fracción esperada si las aristas fueran generadas aleatoriamente (Luke, 2015).

Uno de los métodos más utilizados para la detección de comunidades es el algoritmo de Louvain (Blondel et al., 2008). Este método es una heurística que se basa en la maximización de la modularidad permitiendo únicamente cambios locales dentro de las comunidades y agrupando los nodos de manera sucesiva hasta que la modularidad no pueda ser mejorada. Este método asigna un subgrupo a cada nodo en el momento inicial y va probando recursivamente la afiliación de los nodos en otros grupos hasta llegar a un óptimo de la modularidad, con lo que los grupos generados son aquellos más cohesivos entre sí. De esta manera, el método tiene una dirección *bottom-top*, por lo que no fomenta sobre-aglomeración en los grupos.

En la Fig.2.2 queda ejemplificado el proceso de Louvain aplicando dicho algoritmo a los

datos *Dune* disponibles en la paquetería *vegan* de R. Los datos consisten de 30 especies en 20 sitios. Para agrupar a las especies se realizó una red bipartita en la que los enlaces representan presencia de cada pareja de especies en un mismo sitio. Gracias al método de Louvain es posible detectar dos grandes grupos o comunidades a partir de una red sin pesos. Cabe mencionar que mediante métodos de ordenación como NMDS (Escalamiento Multidimensional No métrico, por sus siglas en inglés) o RDA (Análisis de Redundancia, por sus siglas en inglés) se obtienen resultados de agrupamiento parecidos a los arrojados por el algoritmo de Louvain cuando se consideran variables ambientales en el análisis; es decir, cuando la ordenación es directa.

El método RDA es una herramienta de análisis multivariado que permite identificar correlaciones entre una matriz explicativa y otra de respuesta mediante la búsqueda de combinaciones lineales, de manera tal que los ejes de la ordenación explican la variación de la matriz de respuesta. Por su parte, la ordenación realizada por NMDS permite disminuir la dimensionalidad de un número alto de variables en ejes principales manteniendo las relaciones entre los objetos ordenados (Borcard et al., 2011).

Mediante el algoritmo de Louvain, Milošević et al. (2022) propusieron una estrategia para generar ordenaciones y clasificación de ambientes acuáticos cuya interpretación ambiental resulta más sencilla que con métodos tradicionales.

## **2.5. Análisis de redes en paleoecología**

Si bien, el análisis de redes se ha venido desarrollando desde la primera mitad del Siglo XX, su aplicación en ecología es mucho más reciente. En el ámbito paleoecológico ha sido aún menos utilizado, pues son escasos los estudios que utilizan este método. Por ejemplo, Muscente et al. (2018) utilizaron el análisis de redes para cuantificar el impacto ecológico de las extinciones masivas durante el Fanerozóico a partir de fósiles marinos. Posteriormente, Muscente et al. (2019) realizaron un análisis de redes con el que pudieron identificar zonas bioestratigráficas y formas de vida con restricciones paleoambientales pertenecientes a la fauna de Ediacara.

Ambos análisis fueron hechos a partir de datos de co-ocurrencia; es decir, presencia-ausencia, pues en el registro fósil antiguo es el tipo de datos que pueden encontrarse. Sin embargo, no hay estudios paleoecológicos que utilicen las redes desde métricas de abundancia de *taxa*. Estos datos son de gran relevancia y es posible obtenerlos para temporalidades recientes (Cuaternario) en las que se preservan gran cantidad de fósiles, tal como con los grupos taxonómicos de invertebrados y plantas.

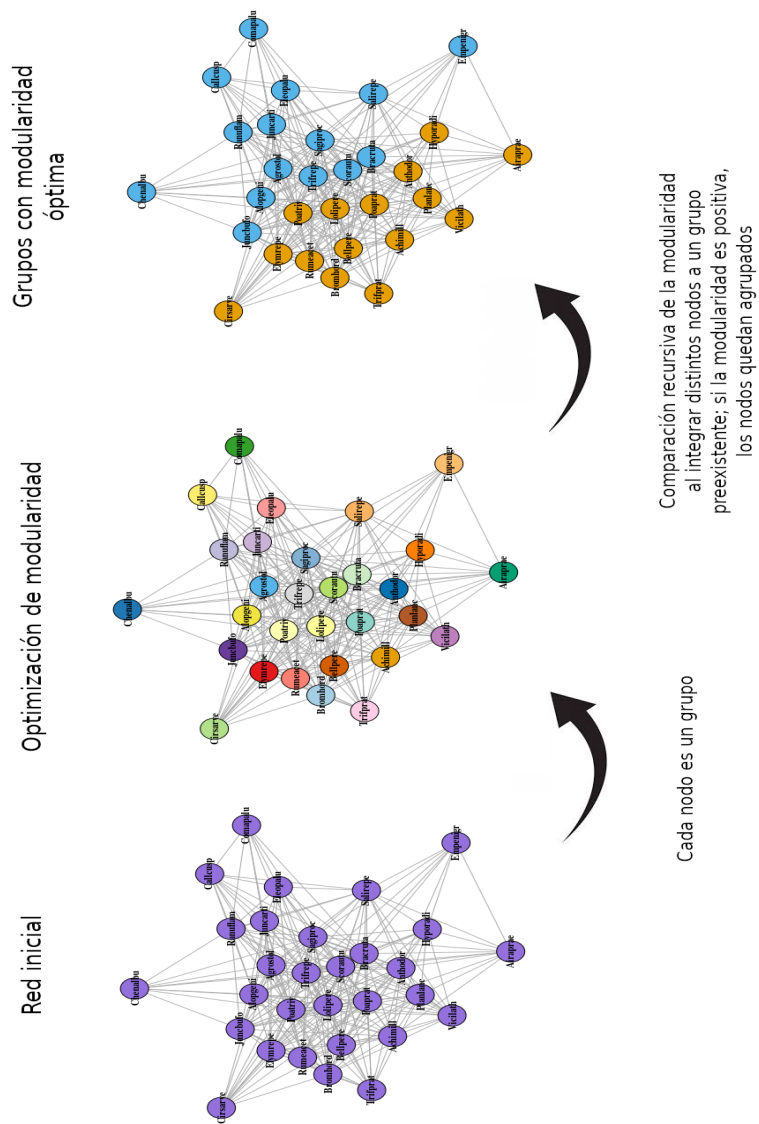


Figura 2.2: Algoritmo de Louvain aplicado a los datos *Dune*.

# Capítulo 3

## Marco de la investigación

### 3.1. Antecedentes

A lo largo del tiempo se han registrado importantes variaciones climáticas a gran escala ante las cuales la vegetación debe adaptarse. Dentro del Cuaternario (hace 2.6 millones de años - hoy) se han detectado periodos fríos a los que se les conoce como estadiales, así como episodios cálidos llamados interestadiales. La detección de estos periodos que en conjunto se les conoce como estadios isotópicos marinos (MIS por sus siglas en inglés) se ha realizado con base en la concentración de  $\delta^{18}\text{O}$  en hielo y sedimentos marinos. Al observar valores altos del isótopo en el hielo se infiere que la temperatura fue elevada y, por el contrario, valores bajos indican menores temperaturas. Los MIS siguen una numeración consecutiva que comienza con el Holoceno (MIS 1) y va creciendo hacia el pasado (PAGES, 2016).

El análisis palinológico de los depósitos lacustres del Lago de Chalco y otros sitios de la Cuenca de México han sido estudiados desde finales del siglo XX (Lozano-García y Ortega-Guerrero 1994; 1998). En las primeras investigaciones, Lozano-García y Ortega-Guerrero (1994; 1998) realizaron núcleos de perforación de 11 m para identificar los cambios paleoambientales de la Cuenca de México, tales como cambios en el clima, la vegetación y el nivel del lago.

Posteriormente, Lozano-García y Vázquez-Selem (2005) documentaron la variabilidad climática y los cambios en la vegetación durante el Holoceno en el volcán Iztaccihuatl con base en datos de polen, cronología del glaciar y tefrocronología, encontrando que hubo oscilaciones altitudinales de la vegetación entre periodos cálidos y fríos. En los primeros, la línea de bosques asciende, por lo que desplazan a los pastizales alpinos a zonas más altas, mientras que en periodos fríos, los bosques descienden y hay mayor presencia de pastizales.

En el mismo sentido, Lozano-García et al. (2005) hallaron que durante el MIS 2 - periodo en el que ocurrió el Último Máximo Glacial - los registros de polen más abundantes pertenecen a pastos y *taxa* no arbóreos, mientras que en el MIS 1 - periodo cálido - predominaron los

árboles, por lo que se estima que los bosques durante periodos fríos eran abiertos y de baja densidad en cuanto a su cobertura, contrastando con los bosques de épocas cálidas, los cuales son cerrados y densos. Además, fueron capaces de identificar la ocupación humana por medio de los registros de carbón y *Zea mays*.

Almeida-Lenero et al. (2005) obtuvieron dos núcleos en el suroeste de la Ciudad de México. Con estos núcleos pudieron obtener información de la vegetación de los últimos  $\sim 12$  ka BP. Gracias a esto, observaron que durante este periodo de tiempo hubo cuatro tipos de bosque: bosques dominados por *Pinus/Alnus*, bosque de *Pinus*, bosques mixtos y bosques de *Abies*.

Por su parte, Torres-Rodríguez et al. (2015) utilizaron restos de carbón vegetal, carbón inorgánico y susceptibilidad magnética del Lago de Chalco durante el Pleistoceno Tardío (85 - 10 ka) para identificar los patrones de sequías e incendios en el último ciclo glaciario.

Caballero-Rodríguez et al. (2018), analizaron la paleovegetación en varios sitios del centro de México, encontrando que durante el Pleistoceno tardío la vegetación de la FVTM no tuvo asociación sistemática con los fenómenos climáticos globales, sino que el recambio estuvo influenciado por las características geográficas y topográficas de cada sitio. En contraste, los cambios de la vegetación durante el Holoceno estuvieron relacionados con el régimen de precipitación y la ocupación humana.

Además, se ha logrado reconstruir los paleoambientes de la Cuenca de México a largo plazo gracias a las perforaciones profundas (Brown et al., 2019). Por ejemplo, Avendaño-Villeda et al. (2018) realizaron analizaron una secuencia de entre  $\sim 100 - 120$  m de profundidad con el fin de reconstruir las condiciones ambientales hace 130 ka durante el MIS 6.

Caballero et al. (2019) estimaron la variabilidad climática en el centro de México de los últimos 40 ka a partir de funciones de transferencia generadas desde datos de diatomeas con las que reconstruyen la temperatura, precipitación y salinidad para la región, con lo que pudieron identificar la presencia de eventos Heinrich (enfriamiento repentino) y Dansgaard-Oeschger (calentamiento abrupto).

Por su parte, Martínez-Abarca (2019) caracterizó los sedimentos profundos del Lago de Chalco (250-300 m) con lo que pudo describir el proceso de formación del lago. Si bien, han habido diversos estudios sobre las condiciones paleoambientales de la Cuenca de México durante el Holoceno y Pleistoceno Tardío, aún no se han realizado caracterizaciones que abarquen el Pleistoceno Temprano.

## 3.2. Planteamiento del problema

El cambio en la composición de especies vegetales en un ecosistema a través del tiempo puede ser identificado desde el registro fósil. Los sedimentos en cuerpos de agua con baja

energía, tales como los lagos, son sitios en los que están presentes este tipo de registros. Los fósiles pueden pertenecer a ecosistemas acuáticos o terrestres; estos últimos llegan al lago mediante las escorrentías y corrientes de viento que arrastran sedimentos hacia la zona de depósito. Entre los elementos arrastrados van granos de polen, hojas o ramas que permiten identificar especies o *taxa*. Gracias a los sedimentos es posible reconstruir la variabilidad climática del pasado y el efecto que ésta tuvo sobre los ecosistemas (Williamson et al., 2009).

En el centro de México existen lagos cuyos sedimentos muestran cambios en la composición de las comunidades vegetales, así como cambios en las condiciones climáticas y ambientales (Lozano-García et al., 2005). En particular, el Lago de Chalco ha sido estudiado en horizontes temporales recientes, lo que ha permitido identificar la variabilidad climática y los paleoambientes de la zona desde el Pleistoceno Tardío hasta el Holoceno (Lozano-García et al., 2005; Caballero et al., 2019). Además, Ortega-Guerrero et al. (2020) realizaron un estudio a largo plazo basado en análisis de diatomeas, geoquímica sedimentaria, susceptibilidad magnética y caracterización de facies con el que reconstruyeron la variabilidad climática del Valle de México entre el MIS 6 y 3 (~150-35 ka). Si bien, se han hecho estudios que contemplan grandes lapsos temporales con análisis *multiproxy* (Ortega-Guerrero et al., 2020), aún no se han identificado las tendencias de la vegetación en cuanto a su ensamblaje y recambio a través del tiempo en la zona de estudio.

Además, el uso de redes no ha sido utilizado en el ámbito paleoecológico, por lo que este trabajo es una primera aproximación al uso de esta herramienta en el área.

### 3.3. Justificación

Identificar el cambio de las comunidades vegetales a largo plazo ante procesos globales de cambios climáticos es relevante debido a que con dicha información será posible identificar con mayor detalle las tendencias de la biota bajo las condiciones de cambio climático pasado y actual (Tzedakis et al., 2009).

Si bien, hay estudios que cuantifican el recambio de la vegetación mediante conteos de polen, no ha sido utilizada la metodología del análisis de redes. Ésta permite explorar los cambios en composición y recambio para largo periodos de tiempo, tal como en el caso del registro del Lago de Chalco. Además, con esta metodología será posible realizar estimaciones sobre la resiliencia del ecosistema; aspecto de gran importancia ante escenarios de calentamiento global.

Mediante la aplicación del análisis de redes a datos paleoecológicos de alta resolución se aportará información histórica sobre las relaciones ecológicas. Adicionalmente, se contribuirá a la ciencia de redes sobre las características de una red ecológica, tales como la distribución del grado y la probabilidad de formar enlaces en una red.



## 3.4. Hipótesis

La vegetación de las zonas altas de México se vio afectada por los cambios climáticos, lo que provocó diferencias en la composición de especies por migraciones altitudinales; en los periodos de glaciación las especies migraban a menores altitudes, mientras que en los periodos interglaciales ascendían, quedando restringidas a zonas altas. A este modelo se le conoce como dinámica *sky-island* (Mastretta-Yanes et al., 2015).

Si bien, existen múltiples forzamientos climáticos como la modificación de los parámetros orbitales o la actividad volcánica, el efecto que tienen sobre la vegetación depende de la intensidad del forzamiento como de la escala temporal analizada.

Considerando lo anterior, se espera que en los sedimentos del Lago de Chalco se encuentren registros de migraciones altitudinales de ciertas *taxa* debido a las variaciones climáticas, así como cambios en la composición de las comunidades vegetales a lo largo del tiempo. Sin embargo, como los cambios en el clima son cíclicos a causa de modificaciones en los parámetros orbitales, los cuales a su vez conllevan alteraciones de la insolación, se espera que las comunidades vegetales sigan ese mismo patrón oscilatorio.

Por su parte, se espera que el análisis de redes permita representar la complejidad paleoecológica y los cambios de la paleovegetación en el tiempo gracias a la detección de comunidades.

## 3.5. Objetivos

### 3.5.1. Objetivo general

Estudiar el recambio en la composición y resiliencia de la paleovegetación en la cuenca del Lago de Chalco durante el Pleistoceno Tardío (150-36 ka) con base en el registro palinológico de la secuencia CHA08, aplicando el análisis de redes.

### 3.5.2. Objetivos específicos

- Cuantificar el recambio de la vegetación de la cuenca del Lago de Chalco desde el final del MIS 6 hasta el inicio del MIS 3.
- Construir una red de paleovegetación con base en la matriz de recambio resultante a fin de realizar un análisis de comunidades.
- Identificar y cuantificar la asociación que presenta la vegetación desde el MIS 6 hasta el MIS 3 por medio de una red bipartita.

- Identificar los momentos de mayor impacto a la vegetación, así como la capacidad de resiliencia de las comunidades vegetales mediante la comparación de los grupos generados a partir del recambio de *taxa* y datos geoquímicos.

# Capítulo 4

## Materiales y Métodos

### 4.1. Sitio de estudio

El Lago de Chalco está ubicado al sureste de la Cuenca de México (19°30'N, 99°W), la cual se encuentra en la región centro-oriental de la FVTM. Su cuenca está delimitada al N por los domos volcánicos de la Sierra de Santa Catarina, al S por el campo volcánico Chichinautzin, al E por la Sierra Nevada y al W por el cerro de las Cruces y el volcán Teuhtli (Ortega Guerrero et al., 2015; Fig. 4.1).

La composición geoquímica de estas estructuras varía; la Sierra de Santa Catarina muestra una composición andesítica y basalto-andesítica, mientras que el campo volcánico Chichinautzin consta de dacita, andesita y basalto-andesita y la Sierra Nevada de riolita, andecita y dacita (Arce et al., 2019).

#### 4.1.1. Historia geológica de la Cuenca de México

La Cuenca de México tiene un origen volcánico que se remonta al Pleistoceno Temprano (1.8 - 1.4 Ma) con el magmatismo de la Sierra Nevada (Macías et al., 2012). El vulcanismo de la FVTM está relacionado con la subducción de las placas Rivera y Cocos por debajo de la placa Norteamericana (Arce et al., 2013). La FVTM es una provincia biogeográfica compuesta por más de 8000 estructuras volcánicas que se originó por la subducción de la placa de Cocos y de Rivera debajo de la placa Norteamericana, formando un arco continental.

Según Ferrari et al. (2012), el proceso de formación de la FVTM ocurrió a lo largo de cuatro etapas. La primera fue durante el Mioceno (~ 22 - 11 Ma) y se caracterizó por tener actividad volcánica con erupciones efusivas de composición andesítica y dacítica. La segunda sucedió durante el Mioceno tardío (~ 11.5 - 6.5 Ma) cuando la composición del vulcanismo se volvió más máfica y comenzó una migración de la actividad volcánica W-E. La tercera etapa tuvo lugar durante el tránsito Mioceno-Plioceno y se caracterizó por tener vulcanismo diferenciado entre el E y W. Mientras que en el oriente hubo ignimbritas dacíticas y riolíticas, en el

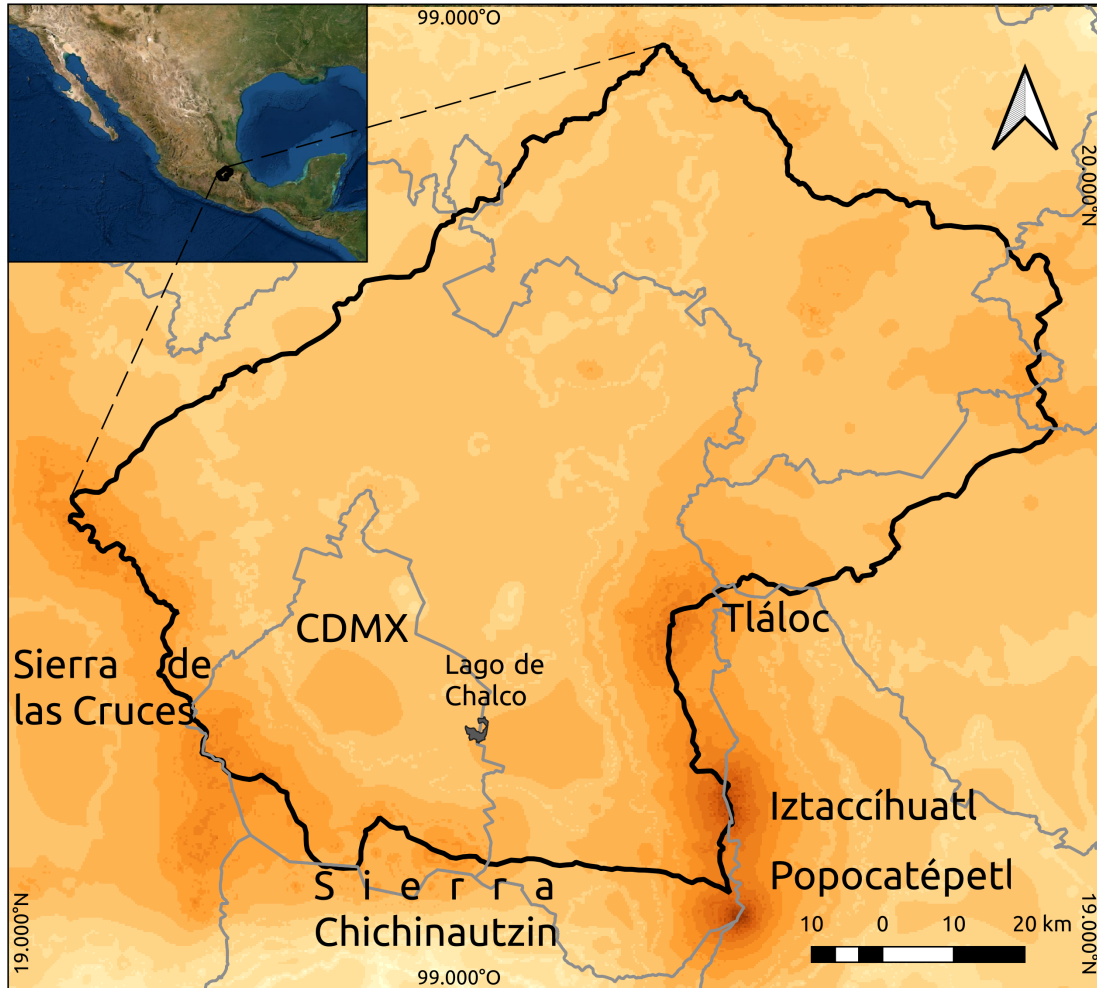


Figura 4.1: Modelo digital de elevación de la Cuenca de México. La intensidad de los colores representa la altitud, el límite de la cuenca está en negro y la división territorial en gris. El polígono gris oscuro representa el Lago de Chalco. Elaboración propia.

centro hubo ausencia de actividad volcánica y en el occidente el vulcanismo fue bimodal, ya que pasó de haber lavas de basaltos alcalinos a ignimbritas y estructuras con alto contenido de silicio. La cuarta y última etapa ocurrió durante el tránsito Plioceno tardío - Cuaternario (~ 5 Ma) y se caracterizó por tener erupciones y formación de estratovolcanes con distintas composiciones químicas que variaron desde basaltos hasta riolitas. Cabe resaltar que durante este último periodo se formó la Cuenca de México con la generación de las estructuras que la delimitan (Martínez-Abarca, 2019).

Tanto la formación como el desarrollo de la Cuenca del México dependieron de las erupciones de los estratovolcanes Popocatépetl y Toluca, así como del campo volcánico Chichi-

nautzin, lo que sucedió durante la última etapa de formación de la FVTM. El surgimiento del campo volcánico Chichinautzin (CVCh) data de hace 1.2 y 0.9 Ma. Con la formación del CVCh, la escorrentía que iba de la Cuenca de México a la de Cuernavaca se vio interrumpida, por lo que comenzó la formación y sedimentación del paleolago de Texcoco (Arce et al., 2013).

El CVCh está compuesto por más de 120 estructuras monogenéticas formadas en distintos periodos de actividad volcánica posterior a su formación: 0.8, 0.2 y 0.08 Ma. Cabe resaltar que la composición química de las erupciones es heterogénea. El CVCh presenta una alineación E-W de sus estructuras monogenéticas, lo que parece estar asociado con fallas normales y fallas normales-sinistrales asociadas con fisuras provocadas por flujos de lava. Por su parte, las estructuras poligenéticas, como los grandes estratovolcanes, están asociadas a un sistema de tres fallas: N-S modernas, NE-SW y N-S antiguas (Arce et al., 2013).

Arce et al. (2019) realizaron una reconstrucción geológica de la Cuenca de México identificando las estructuras previas a la alta actividad volcánica del Mioceno, ya que los sedimentos del Lago de Chalco son suficientemente profundos como para entender la actividad volcánica de la región. Según Arce et al. (2019), la estratigrafía profunda de la Cuenca de México consta de formaciones mesozóicas y cenozoicas. Las rocas mesozóicas pertenecen al Cretácico (120 Ma) y son lutitas y dolomitas ricas en microfauna. Las formaciones cenozoicas son las más abundantes en la cuenca y se subdividen en formaciones del Eoceno (54 Ma), Oligoceno (33.7 Ma), Mioceno (23.8 Ma), Plioceno-Plesitoceno (5.3 Ma) y Holoceno. (0.01 Ma).

La formación del Eoceno corresponde a una sucesión de depósitos continentales que contiene conglomerados, areniscas, limolitas, lutitas y pequeños depósitos piroclásticos. La formación del Oligoceno es una secuencia de lavas riolíticas, riolíticas y dacíticas e ignimbritas. La formación del Mioceno consta principalmente de depósitos volcanoclásticos de composición basalto-andesítica. La formación Plioceno-Holoceno está compuesta por múltiples erupciones volcánicas, las cuales arrojaron flujos de lava que moldearon las partes altas de la cuenca, y piroclastos, los cuales se depositaron junto con escombros en las partes bajas de la cuenca.

Por su parte, la columna estratigráfica superficial (0-26 m), según Ortega Guerrero et al. (2015) consta de facies clásticas, volcánicas y biogénicas. Las primeras son las más abundantes y contienen principalmente limos, mientras que las arenas y arcillas son de menor abundancia. Entre los minerales presentes destacan el cuarzo, feldespatos, anfíboles y minerales arcillosos. Contienen elementos biogénicos como diatomeas, ostrácodos, gastrópodos y restos de tejido leñoso y herbáceo. Su origen es el intemperismo y erosión de rocas ígneas por corrientes fluviales superficiales, así como la deflación de material no consolidado proveniente de depósitos volcanoclásticos y suelos expuestos. Las segundas son mayormente abundantes en la sección superior a 6 m de profundidad e incluyen tefras y depósitos volcanoclásticos retrabajados. Hay dos depósitos de erupciones documentadas; uno proveniente

del Nevado de Toluca y otro del Popocatepetl. Las terceras incluyen ooze de diatomeas y ostrácodos de pequeño espesor.

#### **4.1.2. Depósitos lacustres**

A causa de que la Cuenca de México se localiza en una zona con grandes estructuras montañosas, recibe considerables cantidades de sedimentos que van a dar a los depósitos lacustres (Brown et al., 2019). La subcuenca de Chalco (la parte sureña del Lago de Texcoco) tiene una gran cercanía con los picos volcánicos de los que escurre el agua que alimenta al lago. La cercanía con la fuente de sedimentos provoca que éstos no estén tan retrabajados como los sedimentos que se encuentran en la zona más cercana al norte del lago.

En estos depósitos es posible encontrar evidencia de alteraciones ambientales, tales como cambios en el clima y erupciones volcánicas. Los primeros quedan evidenciados tanto en la litología de los sedimentos como en el registro de distintos organismos como diatomeas, ostrácodos o el polen de la vegetación. En cambio, las erupciones quedan registradas como tefras - depósitos de material volcánico - con las que es posible evaluar las tasas de sedimentación lacustre (Ortega-Guerrero et al., 2018).

El presente estudio se basa en los datos obtenidos en la perforación del núcleo CHA08 en 2008, el cual está descrito en Ortega-Guerrero et al. (2017). La secuencia lacustre consiste en una perforación de 122 m que guarda el registro climático de la Cuenca de México desde hace 150 ka. El modelo de edad fue construido a partir de fechas con isótopos de  $^{14}\text{C}$  y  $^{230}\text{Th}/\text{U}$ . El modelo fue calibrado con las fechas que se tienen para eventos volcánicos en la cuenca, así como con las correlaciones entre los cambios de litofacias a los MIS que se abarcan en la secuencia.

Al analizar la evolución del Lago de Chalco, Ortega-Guerrero et al. (2017) encontraron que hacia el final del MIS 6 el lago era profundo, estratificado y con agua dulce. En cambio, hacia el MIS 5 alternó entre condiciones someras y pantanosas con escasas e intermitentes entradas de agua. Durante los MIS 4 y 3 continuaron las condiciones someras, aunque con entradas de agua más frecuentes, llegando incluso a presentar condiciones de un lago profundo. En el Último Máximo Glacial (MIS 2) hubo importantes eventos volcánicos en la cuenca, mientras que en el MIS 1 predominaron las condiciones de sequía.

#### **4.1.3. Comunidades vegetales actuales**

La Cuenca del Valle de México presenta distintas condiciones climáticas y fisiográficas que dan como resultado numerosas comunidades vegetales. Rzedowski (2010) describe los principales tipos de vegetación en el Valle de México y sus características generales. Éstos son bosque de *Abies*, bosque mesófilo de montaña, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de *Juniperus*, matorral de *Quercus*, pastizales, matorrales xerófitos, vegetación

halófila, así como vegetación acuática y subacuática. A continuación se presenta una breve descripción de cada uno de los tipos de vegetación mencionados anteriormente con base en lo señalado por Rzedowski (2010).

Los bosques de *Abies* se localizan a altitudes que van de los 2700 a los 3500 msnm. La precipitación media anual varía entre 1000 y 1400 mm, mientras que la temperatura promedio va de 7.5 a 13.5°C, volviendo a estos bosques altamente dependientes a la humedad. La altura de dosel es superior a los 20 m y llegan a alcanzar los 40 m. En condiciones de bajo disturbio hay pocas herbáceas y arbustos, aunque si el disturbio es mayor, la vegetación arbórea disminuye. La especie dominante de estos bosques es *Abies religiosa*, aunque también pueden encontrarse *Alnus jorullensis*, *Cupressus lusitanica*, *Quercus laurina*, *Salix paradoxa*, *Pseudotsuga macrolepis*, *Garrya laurifolia* y *Prunus serotina*.

El bosque mesófilo de montaña se localiza en algunas cañadas cerca a la zona de los volcanes en las que la humedad es elevada al igual que la precipitación. Por el contrario, la insolación es baja, aunque la temperatura puede variar entre 12 y 14°C. La altura del dosel no supera los 25 m, aunque la cobertura forestal es elevada. Cabe señalar que el sotobosque presenta alta riqueza de especies, principalmente helechos. Entre las especies dominantes de este ecosistema se encuentran *Clethra mexicana*, *Cornus disciflora*, *Garrya laurifolia*, *Ilex toluhana*, *Meliosma dentata*, *Prunus prionophylla* y *Quercus laurina*.

De manera general, los bosques de *Pinus* se localizan entre los 2350 y 4000 msnm, aunque es importante considerar que se trata de distintas comunidades asociadas a diferentes especies de *Pinus*. Entre los 2350 y 2600 msnm los bosques de *Pinus* se encuentran fuertemente degradados y la especie dominante es *Pinus leiophylla* aunque es posible encontrar asociaciones con *Quercus* y otros árboles de alturas inferiores a los 12 m. Entre 2500 y 3100 msnm es más frecuente encontrar bosques dominados por *Pinus montezumae*, aunque con presencia de otras especies de *Pinus*, *Quercus*, *Abies*, *Arbutus*, *Alnus*, *Salix* y *Buddleia*. La altura del dosel va de 20 a 30 m y cuentan con una mayor densidad en la cobertura que los bosques de menor altitud. Entre los 2700 y 4000 m son dominados por *Pinus hartwegii*, los cuales son árboles de entre 5 y 20 m de altura que crecen en las laderas más pronunciadas y con suelos poco profundos. En estos bosques la cobertura es baja, por lo que las herbáceas son más frecuentes. Por lo general, la riqueza del sotobosque de *Pinus* está asociada a la presencia de incendios. Entre los géneros mejor representados de herbáceas y arbustos en los bosques de *Pinus* se encuentran *Alchemilla*, *Archibaccharis*, *Arenaria*, *Bidens*, *Eryngium*, *Eupatorium*, *Festuca*, *Geranium*, *Gnaphalium*, *Lupinus*, *Muhlenbergia*, *Penstemon*, *Ribes*, *Senecio*, *Stevia* y *Stipa*.

El bosque de *Quercus* se distribuye entre los 2350-3100 msnm y ocupa hábitats similares a los bosques de *Pinus*. Igualmente, los encinares se componen de distintas especies a lo largo de la Cuenca de México, pero en general se trata de árboles cuya altura varía entre 5 y 12 m. En zonas inferiores a 2500 msnm, los árboles dominantes son *Q. deserticola*, *Q. crassipes*,

*Q. laeta*, *Q. obtusata* y *Pinus leiophylla*. Entre 2500 y 2800 msnm se pueden encontrar *Q. rugosa*, *Q. mexicana*, *Q. crassipes*, *Arbutus xalapensis*, *Clethra*, *Garrya*, *Cupressus* y algunas especies de *Pinus*. Entre los 2800 y 3100 msnm la especie dominante es *Quercus laurina*; especie de bajo tamaño que se encuentra frecuentemente en asociaciones con *Q. crassifolia*, *Q. rugosa*, *Abies*, *Arbutus*, *Juniperus* y algunos *Pinus*. En las zonas más secas de la cuenca es posible encontrar bosques bajos y abiertos de *Q. microphylla*, *Q. greggii* y *Q. mexicana*. En los bosques de *Quercus* la riqueza de especies herbáceas y arbustivas es mayor que en los bosques de *Pinus*. Entre los géneros más representativos es posible encontrar *Baccharis*, *Brickellia*, *Castilleja*, *Dahlia*, *Desmodium*, *Eupatorium*, *Galium*, *Geranium*, *Lamourouxia*, *Muhlenbergia*, *Penstemon*, *Salvia*, *Senecio*, *Stevia*, *Symphoricarpos*, *Thalictrum* y *Valeriana*.

El bosque de *Juniperus* se distribuye en laderas de montañas o zonas planas que se encuentran entre 2450 y 2800 msnm en donde la temperatura media anual es cercana a los 11 y 14°C. La precipitación media anual es menor que en los tipos de vegetación antes mencionados, pues va desde 600 hasta 800 mm. La especie dominante es *Juniperus deppeana*, aunque también hay individuos de *Juniperus monticola* y *J. flaccida*. Por lo general se trata de árboles que no superan los 6 m de altura y que tienen mucho espacio entre unos y otros, por lo que se ven favorecidos tanto arbustos como herbáceas heliófilas. Tal es el caso de *Agave inaequidens*, *Quercus microphylla*, *Gymnosperma glutinosum*, *Brickellia veronicifolia*, *Eupatorium espinosarum*, *Eupatorium scorodonioides* y *Stevia salicifolia*. Este bosque se considera una fase de la sucesión ecológica secundaria tras la pérdida de bosque de *Pinus* y *Quercus*.

Por su parte, los matorrales de *Quercus* son comunidades dominadas por *Quercus frutex*; una especie arbustiva de bajo tamaño (<1 m) pero con gran densidad de cobertura. Esta comunidad se desarrolla en suelos poco profundos entre los 2350 y 3100 msnm en donde la precipitación media anual se encuentra entre 700 y 900 mm, mientras que la temperatura media anual es de 9-13°C. Hay pocas especies asociadas a esta comunidad, pero algunas de ellas son *Dasyilirion acrotriche*, *Nolina parviflora*, *Painteria leptophylla* y *Rhus standleyi*. Esta comunidad es por lo regular inducida tras incendios en sitios donde había bosques de *Pinus* y *Quercus*.

Los pastizales son comunidades constituidas principalmente por gramíneas y, aunque pueden distinguirse al menos cinco tipos distintos de pastizales, en conjunto se distribuyen entre los 2250 y 4300 msnm. El pastizal más extendido en la cuenca es *Hilaria cenchroides* y se localiza en laderas que tienen entre 2300 y 2700 m de altitud y una precipitación de cercana a los 700 mm anuales. El pastizal dominado por *Buchloë dactyloides* es de carácter secundario y es posible encontrarlo entre 2250 y 2800 msnm. A su vez, el pastizal dominado por *Aristida adscensionis* y *Bouteloua simplex* se encuentra entre 2250 y 2400 msnm, siendo también relevantes *Lycurus phleoides*, *Hilaria cenchroides* y *Dasyochloa pulchella*, además de algunos arbustos propios de los matorrales xerófilos y árboles de *Schinus molle*. Otro tipo de pastizal se encuentra en praderas a 2900-3500 msnm. La especie dominante es *Potentilla candicans*,



la cual ocupa claros en los bosques de *Pinus* y *Abies*; sitios en los que el drenaje del suelo es lento. En la época de lluvias esta especie se encuentra junto con algunas gramíneas y ciperáceas como *Muhlenbergia repens*, *Vulpia myuros*, *Trisetum kochianum*, *Cyperus seslerioides* y *Carex peucophila*. Por último, los zacatonales alpinos y subalpinos se localizan en altitudes entre 3000 y 4300 msnm. Por lo general, si estos pastizales no superan la altitud de 4000 m se considera que surgen tras la destrucción de bosques de *Pinus*. Las especies dominantes de estos zacatonales son *Calamagrostis tolucensis*, *Festuca hephaestophila*, *F. livida*, *F. tolucensis*, *Muhlenbergia macroura*, *M. quadridentata* y *Stipa ichu*.

Los matorrales xerófilos comprenden múltiples comunidades arbustivas de zonas secas (400-700 mm anuales) y cálidas en las que la temperatura media anual es de entre 12 y 16°C. El rango altitudinal de estas comunidades es de entre 2250 y 2700 m. Se han encontrado cuatro tipos principales de matorrales. El primero es dominado por *Opuntia streptacantha*, *Zaluzania augusta* y *Mimosa biuncifera*, siendo un matorral espinoso con una altura de entre 1 y 3 m. El segundo se encuentra dominado por *Hechtia podantha* y *Agave lechuguilla*; plantas cuya altura es inferior 1 m y cuya densidad de cobertura es elevada. El tercero es dominado por *Eysenhardtia polystachya* con presencia importante de *Opuntia* sp., *Montanoa tomentosa* y *Mimosa biuncifera*, llegando a alcanzar hasta 4 m de alto y gran densidad de cobertura. Finalmente, el cuarto tipo de matorral es el dominado por *Senecio praecox*; una especie que alcanza entre 2 y 3 m de alto y es característica de zonas rocosas y con suelos poco profundos.

La vegetación halófila se compone de las comunidades que habitan en suelos salinos, alcalinos y de drenaje lento; características comunes en los sitios donde se encontraban los lagos anteriormente. Las dos especies dominantes son *Distichlis spicata* y *Eragrostis obtusiflora* en donde en ocasiones también están presentes *Atriplex linifolia* y *Suaeda mexicana*, de manera que se conforman pastizales de baja altura y de gran densidad.

Finalmente, la vegetación acuática y subacuática es dominada por *Typha latifolia* y *Schoenoplectus*. Estas especies conforman tulares que llegan a alcanzar 2 o 3 m de alto, aunque es posible encontrar algunas especies de menor talla, tales como *Polygonum*, *Cyperus*, *Juncus*, *Echinochloa*, *Hydrocotyle*, *Eleocharis*, *Bidens*, *Berula*, *Sagittaria* y *Ludwigia*. Cabe señalar que tanto *Alnus acuminata* como *Salix bonplandiana* son especies leñosas que conforman bosques de galería en las zonas aledañas a las corrientes de agua. Si bien, *Taxodium mucronatum*, *Fraxinus uhdei* y *Populus fremontii* también conformaban parte de los bosques de galería, en la actualidad estas especies se encuentran en pequeñas y restringidas porciones de la Cuenca de México.

## 4.2. Datos palinológicos

Los datos palinológicos provienen de tres núcleos (CHA08 IV, V y VI) extraídos del Lago de Chalco (Ortega-Guerrero et al., 2017). Entre estos núcleos se realizaron en 404 muestras que se encuentran entre 30.75 y 122.05 m de profundidad. Según el modelo de

edad, la fecha de la muestra más reciente es de 36,320 aBP  $\pm$ 210, mientras que la edad de mayor antigüedad es de 149,610  $\pm$ 2,950 aBP. La cronología de la secuencia está descrita con detalle en el trabajo de Ortega-Guerrero et al. (2020).

La preparación de las muestras y los conteos de polen se describe en el trabajo de Lozano-García et al. (2022). El procedimiento consistió en remover los carbonatos, silicatos y materia orgánica. Posteriormente fueron agregadas esporas marcadoras de *Lycopodium clavatum*. Tanto el polen como los palinomorfos no polínicos se identificaron con base en la colección de referencia del Laboratorio de Paleoecología y Paleoclimatología del Instituto de Geología perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México. En cada muestra se contaron 200 granos de polen excluyendo aquellos de *Pinus* e hidrófitas. En caso de no alcanzar 200 granos de polen, se contó hasta tener 1,000 esporas de *Lycopodium clavatum*. En total, fueron identificados 91 *taxa* polínicos distintos.

La cantidad de granos de polen por muestra tiene una distribución beta prima o gamma inversa con parámetros  $a = 1006,02$  y  $b = 2,41$  (Fig. 4.2A), indicando que hay gran cantidad de muestras con cerca de 495 granos (mediana) y la probabilidad de encontrar muestras con mayor abundancia decae rápidamente.

En promedio, las muestras fueron tomadas cada 22 cm y la separación entre mediciones sigue una distribución log-normal (Fig. 4.2B). A lo largo del núcleo se tomaron muestras con menor separación cuando el modelo de edad y/o las litofacies indican etapas de transición climática con el fin de observar los cambios de la vegetación con mayor resolución. Por el contrario, en algunas etapas con amplia continuidad de las litofacies, las muestras se tomaron de manera más espaciada.

## 4.3. Análisis de datos

### 4.3.1. Construcción de matrices de adyacencia

Para cuantificar el recambio de *taxa* entre las muestras fue utilizada la métrica de similitud Bray-Curtis (ec. 4.1) debido a que con ella se evitan los problemas de doble cero asociados a los datos palinológicos.

$$BrCu_{ij} = 1 - \frac{2C_{ij}}{S_i + S_j} \quad (4.1)$$

donde  $BrCu_{ij}$  es la disimilitud Bray-Curtis,  $C_{ij}$  se refiere a la suma de los valores más pequeños para sólo aquellos *taxa* que comparten las muestras  $i$  y  $j$ , mientras que  $S_i$  y  $S_j$  son el número total de *taxa* contados en los sitios  $i$  y  $j$ , por lo que  $BrCu_{ij} = [0, 1]$ , significando 0 que dos sitios no presentan recambio de especies, y 1 que el recambio es total. Implícitamente, la disimilitud de Bray-Curtis contiene su similitud (ec. 4.2), con lo que en términos

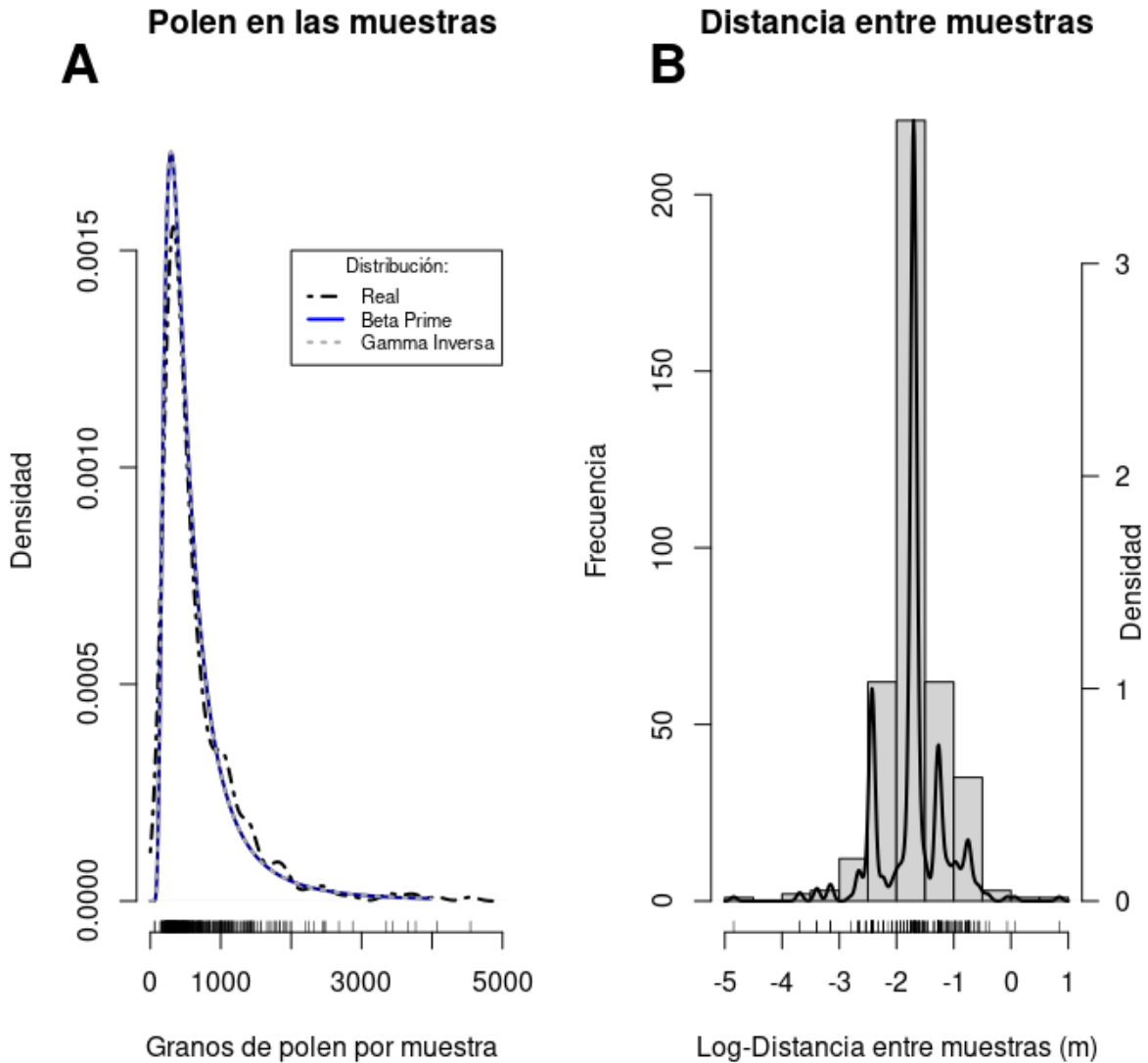


Figura 4.2: **A.** Distribución de los conteos de polen en muestras. En negro se representa la densidad de probabilidad de la cantidad de granos de polen en una muestra, mientras que en azul y gris aparecen las funciones Beta Prima y Gamma Inversa. **B.** Distribución de la distancia entre muestras sucesivas. En gris aparece el histograma de frecuencias log-transformado de la distancia entre muestras sucesivas, mientras que en negro se representa su densidad de probabilidad. En la parte inferior de ambas figuras se muestran los datos utilizados para construir las funciones de densidad de probabilidad.

de similitud, 0 representa que dos muestras entre sí son totalmente diferentes y 1 apunta a que las dos muestras son iguales.

$$SimBC_{ij} = 1 - BrCu_{ij} \quad (4.2)$$

La matriz de similitud Bray-Curtis tiene dimensiones de 404 x 404 debido al número de muestras analizadas. Ésta fue utilizada como matriz de adyacencia para construir una red. Por sus características, la red es con peso y no dirigida. La matriz de adyacencia contiene valores que siguen una distribución normal en la que pocos pares de nodos son muy diferentes o muy parecidos entre sí (Fig. 4.3).

Una red construida a partir de una matriz con dimensiones  $n \times n$  presenta un máximo número de enlaces que depende de la cantidad de nodos ( $N$ ). Al tratarse de un problema de combinatoria, el número máximo de enlaces posibles está dado por la ecuación 4.3, donde  $N$  es el número de nodos y  $r = 2$ , ya que se busca combinar o enlazar pares de nodos. La presencia cada enlace se cumple si  $SimBC > 0$ .

$$\binom{N}{r} = \frac{N!}{r!(N-r)!} \quad (4.3)$$

Sustituyendo los valores de esta red particular en la ec. 4.3, se obtiene que el número máximo de enlaces posibles es de 81,406.

$$\binom{404}{2} = \frac{404!}{2!(404-2)!} = 81406$$

Ya que a lo largo de todo el registro sedimentario hay presencia de *Pinus*, en cada par de muestras siempre habrá elementos compartidos, haciendo que el numerador de la ecuación 4.1 sea  $> 0$ , lo que conlleva a  $SimBC$  a ser  $> 0$ , por lo que el número de enlaces de la red es máximo. Sin embargo, gran cantidad de ellos no aportan información “relevante”; es decir, comparten pocos elementos entre sí que no permiten formar asociaciones fuertes.

Al estar buscando conformar relaciones fuertes entre muestras es necesario considerar exclusivamente aquellas con gran similitud; es decir, en donde  $SimBC$  sea alto. Tras observar la distribución de  $SimBC$  se aprecia que ésta decrece rápidamente a partir del valor 0.8 (Fig. 4.3), lo que representa un punto crítico a partir del cual únicamente los pares de nodos con mayor cantidad de *taxa* compartidos y con abundancias similares mantienen relación entre sí, de forma tal que sólo cerca del 10% de los enlaces tienen un valor de  $SimBC \geq 0.8$ . En términos ecológicos, los enlaces entre pares de muestras (nodos) con mayor similitud contienen la mayor cantidad de información, por lo que aquellos enlaces con un valor menor fueron eliminados. Al establecer el umbral de 0.8, la componente gigante de la red contiene 98% de los nodos.

### Histograma de frecuencias de la similitud Bray-Curtis

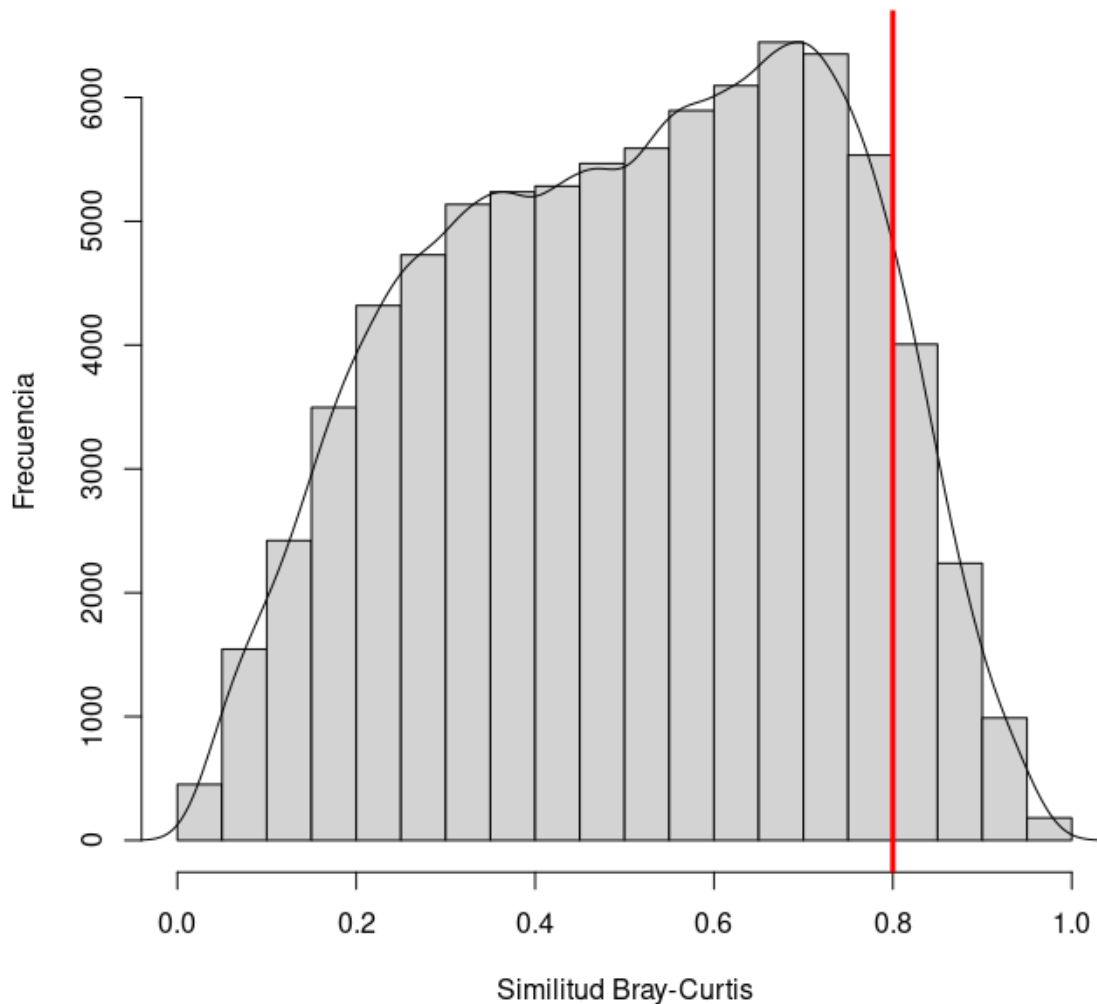


Figura 4.3: Distribución de la similitud Bray-Curtis.

#### 4.3.2. Detección de comunidades

Con el fin de agrupar los nodos de las muestras, se realizó un análisis de comunidades por el método de Louvain, el cual se seleccionó por ser un algoritmo de dirección *bottom-top* que prioriza disminuir la modularidad de la red (Blondel et al., 2008).

Una vez que el algoritmo agrupó a los nodos de las muestras, se identificaron los momentos de cambio más importantes que sufrió la vegetación con el fin de identificar la estabilidad y resiliencia de los grupos generados.

Finalmente, se llevó a cabo la construcción de una red bipartita entre los grupos generados por el algoritmo de Louvain (12) y los *taxa* encontrados en las muestras (91) mediante la cual fue posible visualizar las semejanzas y diferencias entre los grupos no sólo desde la modularidad de los nodos, sino a partir de los *taxa* compartidos para brindar un significado ecológico a cada grupo.

### 4.3.3. Software de análisis

La totalidad de análisis, gráficas y métricas fueron realizadas en el *software* R (R Core Team, 2022). La matriz de similitud Bray-Curtis fue realizada a partir de la paquetería *vegan* (Oksanen et al., 2022). El análisis de la red de recambio composicional fue realizada con la paquetería *statnet* (Handcock et al., 2018), mientras que la detección de comunidades y la red bipartita fueron hechas a través de la paquetería *igraph* (Csardi y Nepusz, 2006). Otras paqueterías utilizadas fueron *RColorBrewer* (Neuwirth, 2022), *intergraph* (Bojanowski, 2015), *corrplot* (Wei y Simko, 2021), *nparcomp* (Konietschke et al., 2015) y *powerLaw* (Gillespie, 2015).

# Capítulo 5

## Resultados

### 5.1. Red de muestras y agrupamiento

La red de muestras cuenta con 404 nodos y 7462 enlaces (9.16 % del máximo posible). Su transitividad es de 64%, indicando que los nodos tienen afinidad por presentar enlaces con los vecinos de los vecinos. El diámetro de la red es de 13, apuntando a que la red no es del tipo de mundo pequeño (*small world network*), pues hay casos en los que el flujo de información requiere mayor cantidad de pasos. Las implicaciones ecológicas del diámetro de la red se reflejan directamente en la magnitud de los cambios que sufre la vegetación, ya que, si éstos fuesen mínimos, la red sería sumamente compacta y, por el contrario, si las muestras estuvieran desconectadas con gran parte de la red, la distancia máxima para unir todos los nodos sería mucho mayor. En este caso, al haber notables diferencias en los conteos de polen entre el total de las muestras pero simultáneamente presentando elementos comunes entre grupos de nodos - expresados en la cantidad de enlaces en la red -, la vegetación queda conectada a lo largo del tiempo mediante varios pasos.

Mediante el análisis de agrupamiento fue posible detectar cinco grandes grupos que comprenden el 98% de los datos. El porcentaje restante se compone por nodos aislados de la componente gigante, los cuales indican eventos con cambios abruptos en la vegetación (Fig. 5.1). La modularidad del agrupamiento con el algoritmo de Louvain es de 0.62; un valor alto en comparación con otros estudios paleoambientales (Muscente et al., 2019, 2018).

Los grupos generados se componen de distintos *taxa* cuyas abundancias varían incluso entre muestras del mismo grupo. En la Tabla 5.1 se indican los *taxa* con mayor presencia (segunda columna) así como aquellos que son propios dentro de cada grupo (tercer columna). Los *taxa* propios son aquellos cuya presencia está asociada fuertemente con un grupo.

El primer grupo de Louvain que aparece en el registro es L; una muestra aislada de la componente gigante de la red que data de hace 145.9 ka sin *taxa* propios del grupo, por lo que la diferenciación de este grupo respecto al resto se debe a las altas abundancias de *Pinus* y la

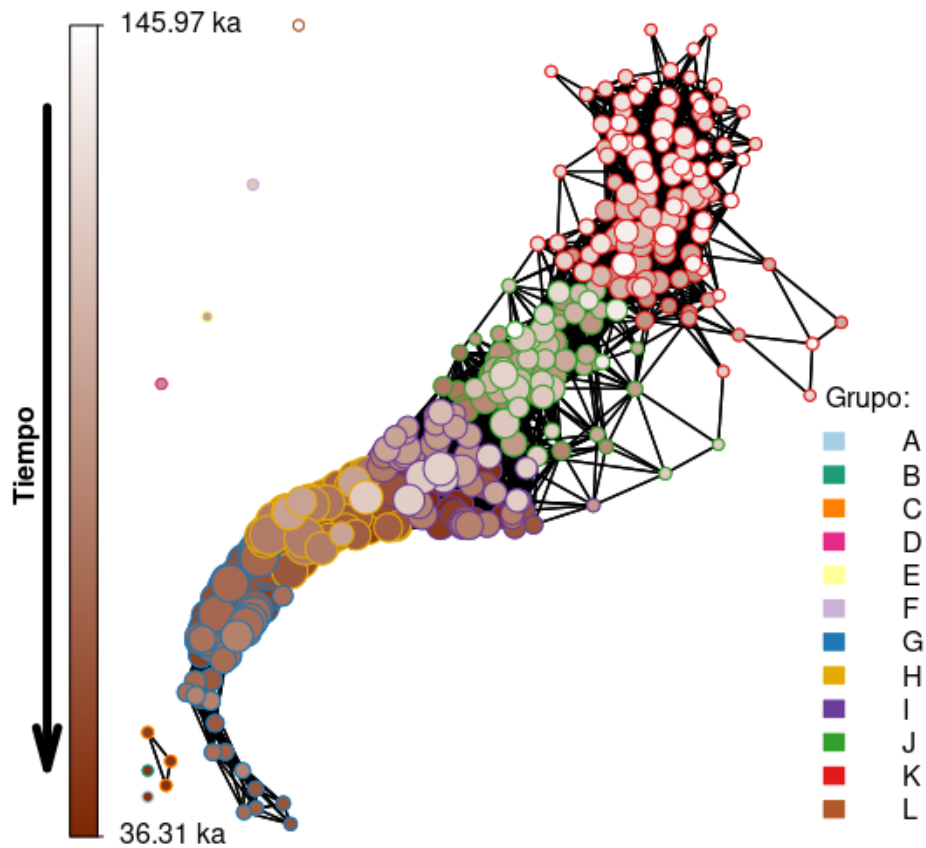


Figura 5.1: Red de similitud entre muestras de la secuencia CHA08. El color del nodo representa la edad de la muestra donde el tono claro corresponde con las muestras más antiguas y el tono oscuro a las muestras más recientes. El color del borde indica el grupo al que pertenece cada nodo según el análisis de Louvain.



ausencia de *Quercus*. Cabe mencionar que esta muestra es la más antigua del registro, por lo que es relevante realizar más investigaciones que contemplen mayores profundidades.

Posteriormente, se establece el grupo K; un grupo con 122 nodos cuya temporalidad está entre 145.8 y 92.8 ka. Los géneros más frecuentes en las muestras son *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, *Artemisia* y *Cupressus/Juniperus*. Así mismo, hay gran importancia de las familias Amaranthaceae, Poaceae, Asteraceae. Si bien, *Artemisia* es un género de Asteraceae, separarlos permite identificar características más detalladas en cuanto a la composición de herbáceas. La misma lógica es aplicable a la distinción entre *Pinus* y *Pinus cembroides*, especie que es relevante en este grupo. Todos los *taxa* mencionados anteriormente están presentes en más del 90 % de las muestras. Es importante señalar que hay 26 *taxa* propios con al menos la mitad de los registros en este grupo, indicando que hay una diversidad muy alta en este periodo de tiempo.

El grupo J, por su parte, cuenta con 72 nodos que se encuentran entre los 144.8 y 78.8 ka, aunque la distribución de edad en este grupo es bimodal cuyos picos están hacia 125 y 97 ka, respectivamente; es decir, MIS 5e (132-117 ka) y MIS 5c (108-92 ka). Los géneros más relevantes vuelven a ser *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, *Artemisia* y *Cupressus/Juniperus*, pero *Abies* toma mucha mayor importancia respecto al grupo K. Las familias Asteraceae, Poaceae y Amaranthaceae continúan apareciendo repetidamente al interior del grupo, así como la especie *Pinus cembroides*. Hay 17 *taxa* con al menos la mitad de sus registros en este grupo; cantidad menor a la del grupo K, pero mayor a la de los grupos siguientes. Entre ellos se encuentran algunos con afinidad hacia las altas temperaturas como Arecaceae o *Croton*. En este grupo también resalta la presencia del género *Cecropia*, que es considerado pionero y colonizador, especialmente en selvas tropicales húmedas (Martínez-Ramos et al., 2021; Mesquita et al., 2001).

El grupo I aparece en múltiples periodos a lo largo del registro entre 126.4y 36.3 ka. A pesar de ser un grupo con 67 nodos, en ningún momento del registro es un grupo con dominancia prolongada, sino que se trata de un grupo itinerante o de transición (Fig. 5.3). Los géneros más importantes son *Pinus*, *Abies* y *Quercus* cuya presencia está en al menos 85 % de las muestras. Cabe señalar que en más de la mitad de las muestras aparecen conteos de *Picea*, siendo el mayor número hasta el momento. Caso contrario ocurre con *Alnus*, *Artemisia*, *Cupressus/Juniperus* y *Pinus cembroides*, así como con las familias Amaranthaceae, Poaceae y Asteraceae ya que presentan una disminución respecto a los grupos anteriores. Los *taxa* propios con al menos la mitad de sus registros en este grupo son solamente 7 entre los que destacan los géneros *Thuja*, *Heliotropium* y *Heliocarpus* por únicamente estar presentes en muestras de este grupo. Algunas especies de *Heliocarpus* son pioneras en sitios donde ocurrieron disturbios.

En el grupo H hay 65 nodos cuyos registros están entre 125.1 y 36.6 ka. Si bien el rango de este grupo es parecido al del grupo I, la distribución temporal es muy distinta, pues este

grupo es sumamente importante entre 90 y 40 ka; es decir, desde el MIS 5a hasta el final del MIS 3. Los *taxa* más frecuentes en los nodos de este grupo son los géneros *Abies*, *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, así como las familias Asteraceae y Amaranthaceae, las cuales vuelven a estar presentes en la mayoría de las muestras. Además, *Picea*, *Artemisia* y *Cupressus/Juniperus* incrementan su importancia respecto al grupo I. Los *taxa* propios con al menos la mitad de sus registros dentro del grupo son siete entre los que destacan *Hyptis*, *Lonicera* y Saxifragaceae como aquellas que únicamente se presentan en este grupo.

El grupo G es el último gran grupo de la red. Consta de 69 nodos que van de 87.5-38.5 ka, aunque es más frecuente entre finales del MIS 5a hasta mediados del MIS 3. Si bien, este grupo tiene muchas conexiones con los grupos H e I, deja de ser importante hacia la parte más reciente del MIS 3. Los *taxa* más frecuentes en las muestras son *Abies*, *Pinus* y Amaranthaceae. *Picea*, por su parte logra estar presente en 84% de las muestras; su porcentaje más alto en cualquier grupo grande. Por el contrario, *Quercus*, *Alnus*, Asteraceae, *Pinus cembroides* y Poaceae tienen porcentajes menores a los que presenta en los grupos anteriores. Es importante señalar que en este grupo los *taxa* propios cuyos registros dentro del grupo sean mayores al 50% son cinco: las familias Loranthaceae y Solanaceae, así como los géneros *Bursera*, *Clethra* y *Prunus*. La especie *Psittacanthus calyculatus* (Loranthaceae) es parásita de árboles como *Alnus*, *Salix* y *Prunus* (Azpeitia and Lara, 2006).

El grupo F se trata de un nodo aislado de hace 124.4 ka. La particularidad de este nodo consiste en conteos especialmente bajos de *Pinus*, *Quercus* y Amaranthaceae, así como ausencia de *Alnus* y *Artemisia*. El grupo E data de hace 106.5 ka y representa la muestra con mayor cantidad de granos de *Pinus cembroides* en el registro, así como la única muestra con presencia de Convulvulaceae. El resto de *taxa* del grupo están en abundancias similares a las de los nodos cercanos. El grupo D consiste en una muestra de hace 97.5 ka en la que la cantidad de granos de *Pinus* es entre cuatro y ocho veces menor al de las muestras cercanas.

Por su parte, el grupo C cuenta con tres muestras de hace 50.3, 46.5 y 43.2 ka en las que resaltan tanto la baja abundancia de *Pinus* (entre dos y ocho veces menor a la de sus vecinos temporales) como la baja riqueza de *taxa*. El grupo B corresponde con una muestra de hace 45.2 ka y cuenta la mayor cantidad de Amaranthaceae en el registro, que, en combinación con la baja riqueza presentada, ocasiona que este nodo no tenga relación con el resto de las muestras suficientemente importantes. Finalmente, el grupo A representa una muestra de hace 41.6 ka que solamente tiene conteos bajos de *Pinus* y *Quercus*.

Los cinco grandes grupos de la red muestran características distintas en cuanto a la unión entre sus miembros (Fig. 5.2). Por una parte, los grupos J y K (verde y rojo, respectivamente) tienen una alta afinidad histórica, ya que sus nodos son cercanos en términos temporales (colores claros). Por su parte, los grupos G, H e I (azul, amarillo y morado) cuentan con nodos de distintas temporalidades (colores claros y oscuros), indicando que la vegetación es capaz de regresar a condiciones anteriores si el ambiente es propicio.

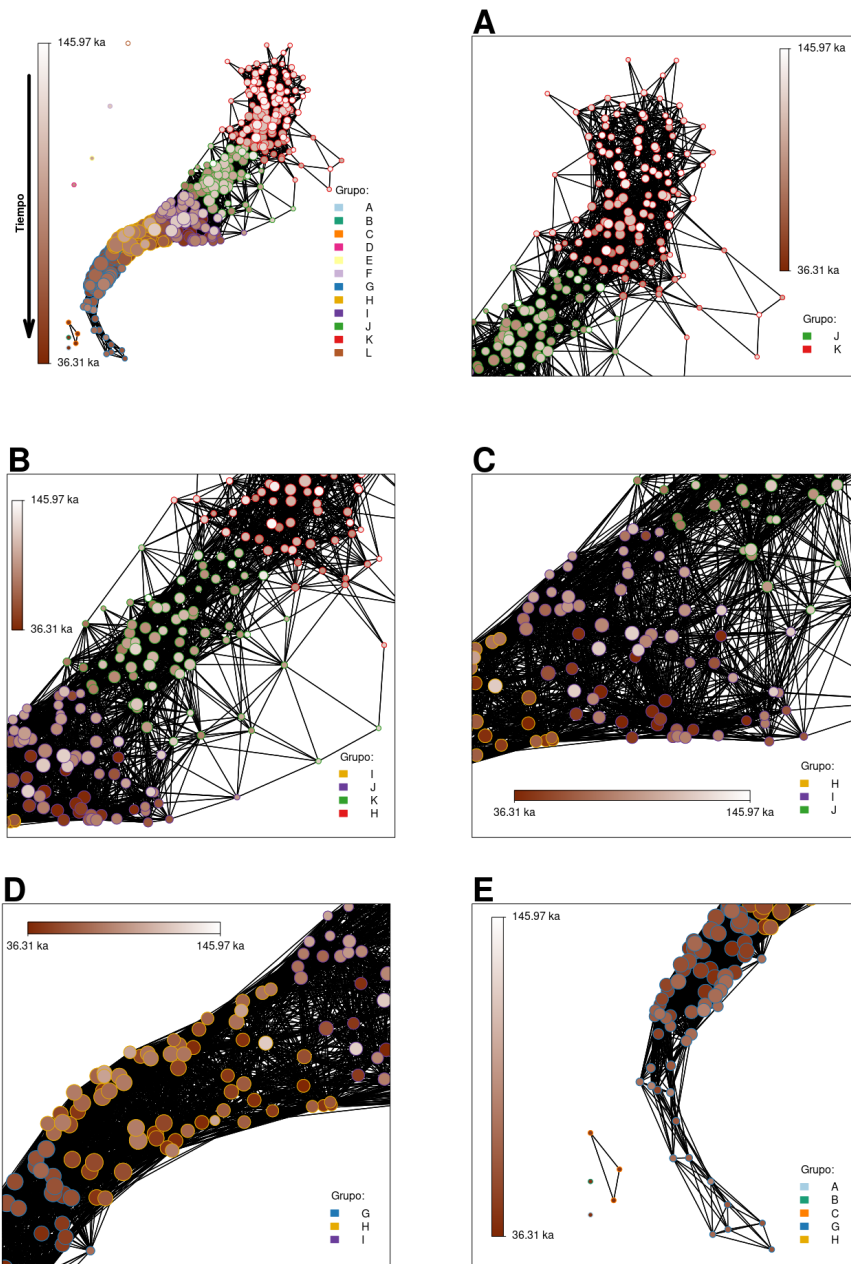


Figura 5.2: Ampliación de la red de similitud entre muestras. **A.** Acercamiento al grupo K. **B.** Acercamiento al grupo J. **C.** Acercamiento al grupo I. **D.** Acercamiento al grupo H. **E.** Acercamiento al grupo G.

En la Fig. 5.3 se aprecia la temporalidad de cada grupo y la secuencia que siguen los nodos en la red de muestras. Es posible apreciar la aparición de fenómenos climáticos a gran escala (transiciones entre MIS) a los que la vegetación se ve condicionada.

Por ejemplo, la vegetación correspondiente al MIS 6 (~150-132 ka) es muy estable ya que la gran mayoría de las muestras pertenecen al grupo K. Al inicio del MIS 5e la vegetación es similar al del grupo K tras lo cual se muestran características de los grupos J, I e incluso H y F a mediados del MIS 5e. Hacia el final del MIS 5e la vegetación retorna a condiciones intermitentes entre los grupos K y J, situación que continúa hasta finales del MIS 5d, cuando cerca de ~110 ka ocurre una transición hacia los grupos I, H y E cuya duración es cercana a 5 ka, posteriormente reaparecen nodos de los grupos K y J a mediados del MIS 5c. En este mismo lapso se presenta el nodo aislado del grupo D. Es importante remarcar que durante el final del MIS 5c aparece por última vez el grupo K, indicando que a partir de dicho momento la vegetación pasó por un punto de no retorno a condiciones previas.

En el MIS 5b la vegetación pasa a mostrar predominantemente nodos que pertenecen al grupo I, aunque para finales de este periodo aparecen los primeros nodos del grupo G. Tras el inicio del MIS 5a la vegetación transita entre los grupos I, H y J hasta ~78 ka, pues tras dicho punto el grupo J deja de estar presente en el registro. Hacia la parte final del MIS 5a (~75 ka) el grupo G toma mucha relevancia, aunque durante la transición MIS 5-4 el grupo más frecuente es H.

Durante el MIS 4, la vegetación sigue un patrón de intermitencia entre los grupos I, H y G que abarca todo este periodo y finaliza a tras la entrada del MIS 3 (~58 ka). En los próximos ~6 ka la vegetación únicamente está representada por los grupos G y H, pues no aparece ningún nodo del grupo I, pero posteriormente (~52 ka) la vegetación vuelve a presentar características de este grupo. Caso contrario ocurre con la vegetación del grupo G, pues en lo sucesivo muy pocos nodos pertenecen a este grupo. Durante la mayor parte del MIS 3 el grupo H está presente de manera intermitente permitiendo transitar entre los grupos I y G.

Hacia mediados del MIS 3 resalta la alta frecuencia con la que se presentan nodos aislados de los grupos C, B y A, pues en menos de 10 ka hay más muestras atípicas que en los ~100 ka anteriores.

## **5.2. Red bipartita: *Taxa* ancla en redes libres de escala.**

La red de muestras es implícitamente una red temporal puesto que se construye a partir de semejanzas entre *taxa* de muestras con distintas edades. La adición de nuevos nodos no sigue el modelo de anclaje o enlace preferencial propuesto por Barabási y Albert (1999). En su lugar, los nodos se enlazan por dos factores principales: proximidad histórica y similitud ambiental. El primer factor puede observarse en el análisis de agrupamiento (Fig. 5.2) ya

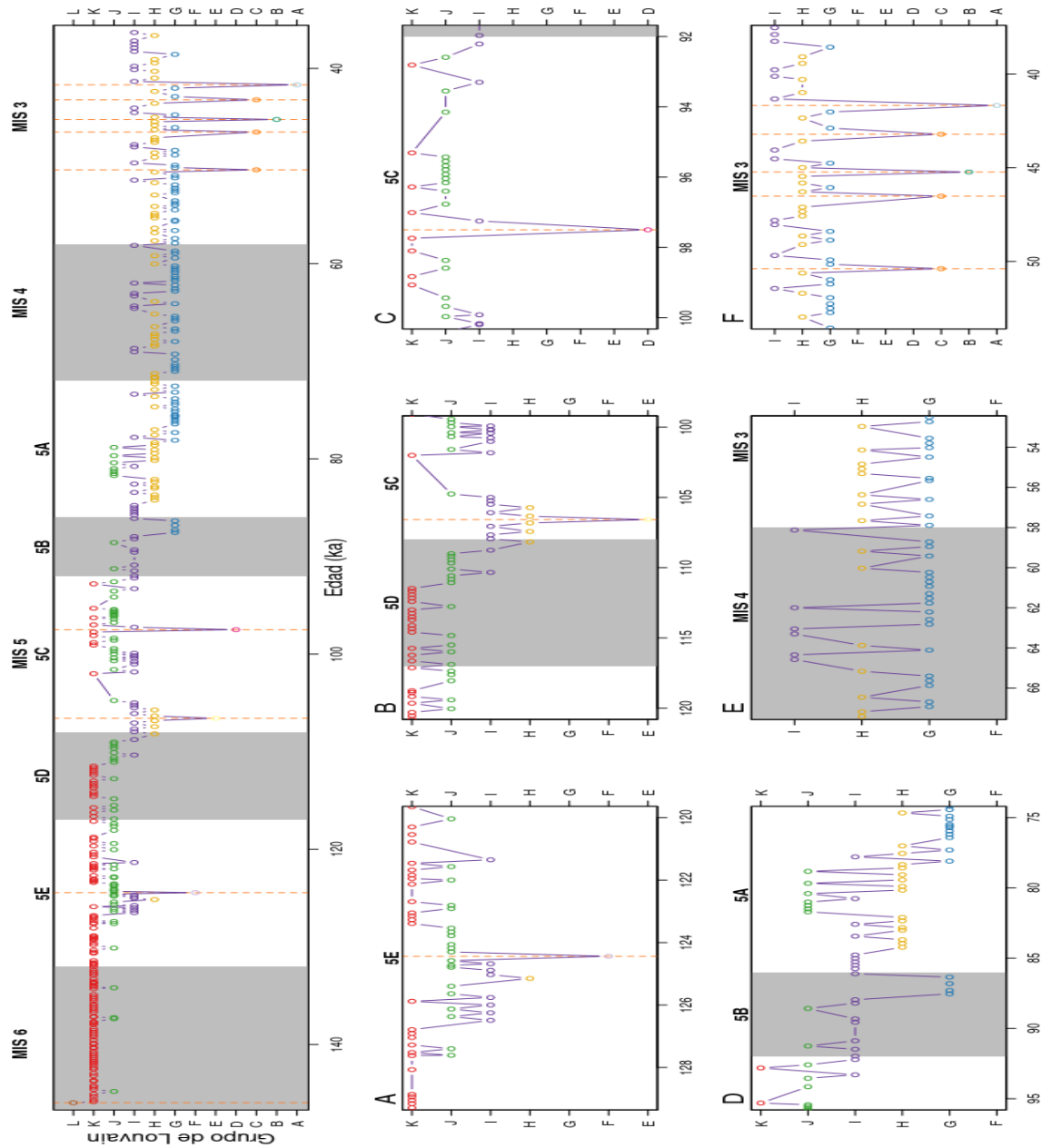


Figura 5.3: Grupos de Louvain en el tiempo. La división temporal entre MIS fue realizada con base en los datos de Batchelor et al. (2019). **A.** Acercamiento al nodo aislado del MIS 5E. **B.** Acercamiento al primer nodo aislado del MIS 5C. **C.** Acercamiento al segundo nodo aislado del MIS 5C. **D.** Acercamiento a la transición de la vegetación entre el MIS 5B-5A. **E.** Acercamiento a la transición de la vegetación entre el MIS 4-3. **F.** Acercamiento a los nodos aislados del MIS 3. Notar que los colores de los nodos son iguales a los utilizados en las Figs. 5.1 y 5.2.

Tabla 5.1: Configuración de los grupos de Louvain. La primer columna se refiere al grupo de Louvain, la segunda a los *taxa* presentes en mayor cantidad de muestras (dentro del paréntesis se encuentra la proporción del grupo en la que hay presencia de los *taxa*) y la tercera a los *taxa* cuya presencia en el registro es importante al interior del grupo (en el paréntesis se indica la proporción de presencias de los *taxa* que hay dentro de cada grupo). \* Al ser grupos aislados, todos los *taxa* se encuentran en la misma proporción.

Grupo de Louvain	<i>Taxa</i> abundantes	<i>Taxa</i> propios
A*	<i>Quercus</i> , <i>Pinus</i>	Sin <i>taxa</i> propios
B*	<i>Abies</i> , <i>Amaranthaceae</i> , <i>Pinus cembroides</i> , <i>Pinus</i> , <i>Quercus</i>	Sin <i>taxa</i> propios
C	<i>Abies</i> (1), <i>Pinus</i> (1), <i>Alnus</i> (.67), <i>Amaranthaceae</i> (.67), <i>Quercus</i> (.67), <i>Artemisia</i> (.33), <i>Asteraceae</i> (.33), <i>Picea</i> (.33), <i>Poaceae</i> (.33), <i>Rubiaceae</i> (.33)	Sin <i>taxa</i> propios
D*	<i>Alnus</i> , <i>Amaranthaceae</i> , <i>Arcethobium</i> , <i>Artemisia</i> , <i>Asteraceae</i> , <i>Celtis</i> , <i>Cupressus/Juniperus</i> , <i>Iresine</i> , <i>Juglans</i> , <i>Pinus cembroides</i> , <i>Pinus</i> , <i>Poaceae</i> , <i>Quercus</i>	<i>Iresine</i> (.16)

Grupo de Louvain	Taxa abundantes	Taxa propios
E*	<i>Abies</i> , <i>Alnus</i> , Amaranthaceae, <i>Ambrosia</i> , Asteraceae, Convolvulaceae, <i>Cupressus/Juniperus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Pinus cembroides</i> , <i>Pinus</i> , Poaceae, <i>Podocarpus</i> , <i>Quercus</i> , <i>Thalictrum</i> , Urticaceae	Convolvulaceae (1)
F*	Amaranthaceae, <i>Cupressus/Juniperus</i> , <i>Pinus cembroides</i> , <i>Pinus</i> , Poaceae, <i>Quercus</i>	Sin taxa propios
G	<i>Abies</i> (1), <i>Pinus</i> (1), Amaranthaceae (.89), <i>Picea</i> (.84), <i>Quercus</i> (.79), <i>Alnus</i> (.76), Asteraceae (.73), Poaceae (.71) <i>Pinus cembroides</i> (.68), <i>Artemisia</i> (.52)	Loranthaceae (.57), <i>Bursera</i> (.5), <i>Clethra</i> (.5), <i>Prunus</i> (.5), Solanaceae (.5), Anacardiaceae (.4), Rubiaceae (.38), Rosaceae (.35), <i>Buddleia</i> (.33)
H	<i>Pinus</i> (1), <i>Abies</i> (.98), <i>Quercus</i> (.90), Amaranthaceae (.84), Asteraceae (.84), <i>Alnus</i> (.83), <i>Picea</i> (.72), Poaceae (.72), <i>Artemisia</i> (.69), <i>Pinus cembroides</i> (.69), <i>Cupressus/Juniperus</i> (.61)	<i>Hyptis</i> (1), <i>Lonicera</i> (1), Saxifragaceae (1), <i>Cornus</i> (.5), Sapindaceae (.5), Solanaceae (.5), <i>Vitis</i> (.5), <i>Clethra</i> (.4)

Grupo de Louvain	<i>Taxa abundantes</i>	<i>Taxa propios</i>
I	<i>Pinus</i> (1), <i>Abies</i> (.92), <i>Quercus</i> (.85), <i>Alnus</i> (.74), Amaranthaceae (.74), <i>Pinus cembroides</i> (.73), Poaceae (.70), Asteraceae (.64), <i>Artemisia</i> (.58), <i>Cupressus/Juniperus</i> (.5), <i>Picea</i> (.5)	<i>Thuja</i> (1), <i>Heliocarpus</i> (1), <i>Heliotropium</i> (1), <i>Bocconia</i> (.67), <i>Tsuga</i> (.62), <i>Alchornea</i> (.5), <i>Cornus</i> (.5), Liliaceae (.42), <i>Dodonea</i> (.4), <i>Iris</i> (.4)
J	<i>Pinus</i> (1), <i>Quercus</i> (1), <i>Alnus</i> (.98), Asteraceae (.98), Poaceae (.98), Amaranthaceae (.95), <i>Artemisia</i> (.91), <i>Cupressus/Juniperus</i> (.9), <i>Pinus cembroides</i> (.84), <i>Abies</i> (.79)	Arecaceae (1), <i>Borriera</i> (1), <i>Cassia</i> (1), <i>Croton</i> (1), Hernandiaceae (1), <i>Psychotria</i> (1), <i>Salvia</i> (1), <i>Hedyosum</i> (.67), Leguminosae (.67), <i>Sapium</i> (.54), <i>Cecropia</i> (.5), <i>Ilex</i> (.5), Onagraceae (.5), <i>Prunus</i> (.5), <i>Populus</i> (.5), Sapindaceae (.5), <i>Vitis</i> (.5), <i>Celtis</i> (.44), Liliaceae (.42), <i>Dodonaea</i> (.4)



Grupo de Louvain	Taxa abundantes	Taxa propios
		<i>Arbutus</i> (1), <i>Arctostaphylos</i> (1), Violaceae (1), <i>Myrica</i> (.87), <i>Acacia</i> (.8), <i>Althernaera</i> (.75), <i>Cnidosculus</i> (.75), Acanthaceae (.67), <i>Arenaria</i> (.67), Meliaceae (.67), <i>Tilia</i> (.67), <i>Carpinus</i> (.61), Borraginaceae (.6), <i>Carya</i> (.6), <i>Arceuthobium</i> (.57), <i>Caesalpinia</i> (.53), <i>Ulmus</i> (.53), <i>Eryngium</i> (.53), <i>Alchornea</i> (.5), Cactaceae (.5), <i>Cecropia</i> (.5), <i>Englehardtia</i> (.5), <i>Iresine</i> (.5), <i>Ilex</i> (.5), Onagraceae (.5), <i>Populus</i> (.5), Caryophyllaceae (.47), <i>Liquidambar</i> (.47), <i>Ambrosia</i> (.45), <i>Sapium</i> (.45), Urticaceae (.45), Apiaceae (.43), <i>Podocarpus</i> (.41), <i>Iris</i> (.4),
K	<i>Pinus</i> (1), <i>Quercus</i> (1), <i>Alnus</i> (.98), Amaranthaceae (.98), Poaceae (.97), Asteraceae (.95), <i>Artemisia</i> (.93), <i>Cupressus/Juniperus</i> (.9), <i>Pinus cembroides</i> (.9), <i>Abies</i> (.47), <i>Ambrosia</i> (.42)	
L*	<i>Abies</i> , <i>Alnus</i> , Amaranthaceae, Apiaceae, <i>Artemisia</i> , Asteraceae, Caryophyllaceae, <i>Cupressus/Juniperus</i> , <i>Englehardtia</i> , <i>Juglans</i> , <i>Pinus cembroides</i> , <i>Pinus</i> , Poaceae	Sin taxa propios

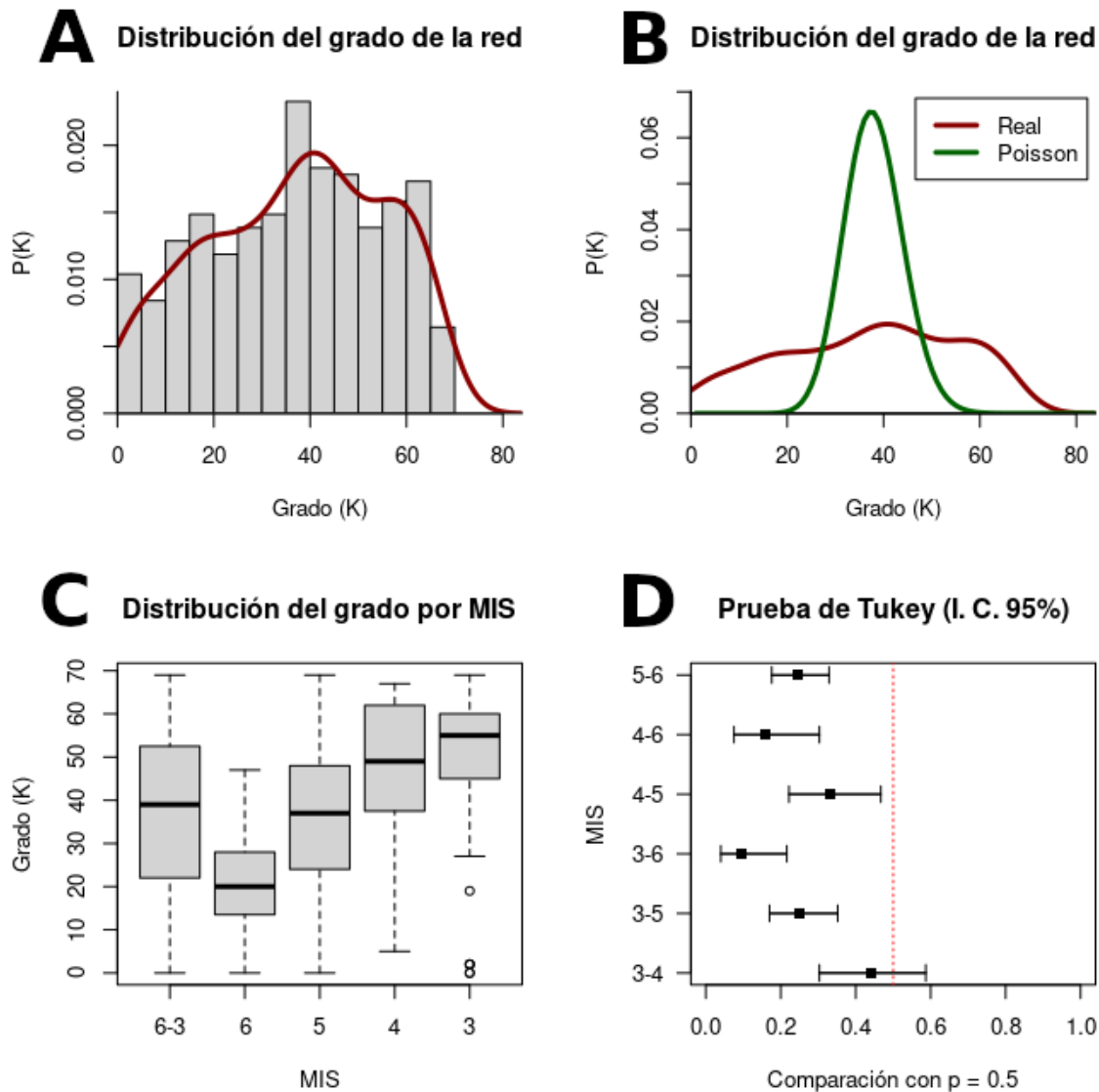


Figura 5.4: **A.** Distribución del grado de la red. **B.** Comparación de la distribución del grado de la red con la distribución de Poisson con parámetro  $\mu = \text{grado promedio } \langle K \rangle$  y  $N = 404$ . **C.** Distribución del grado total y por MIS. **D.** Comparación de mediana del grado por MIS mediante una prueba de Tukey con intervalo de confianza = 95 %.

que gran cantidad de enlaces formados ocurren entre nodos cuya temporalidad no es alejada (colores similares). El segundo factor puede apreciarse en la Fig. 6.4 que se desarrolla en el capítulo 6.1.

Así como los nodos tienden a agruparse por afinidad ambiental y temporal, la distribución del grado también depende de dichos factores (Fig. 5.4). La estructura de la red de muestras

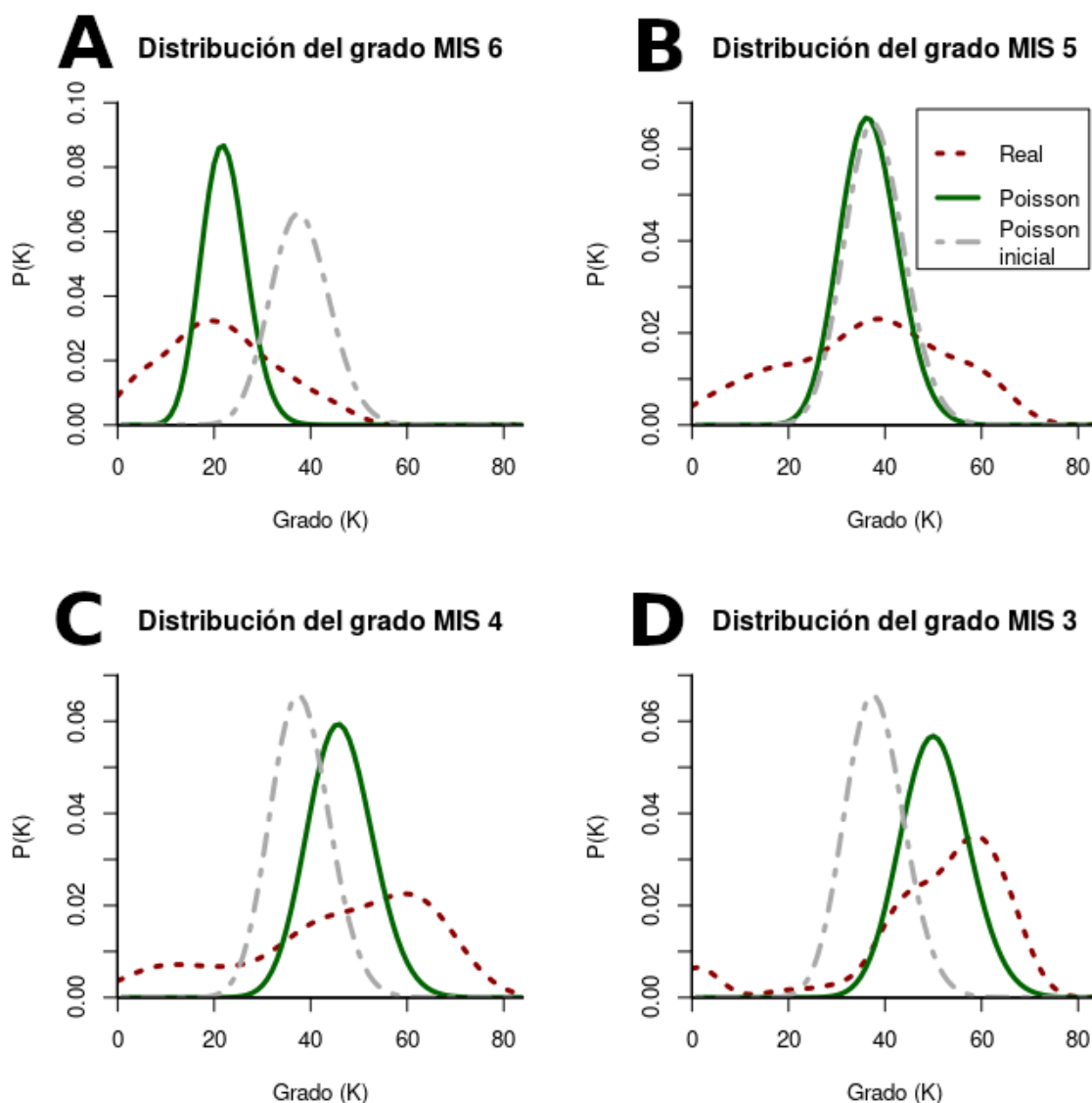


Figura 5.5: Distribución de grado para **A.** MIS 6, **B.** MIS 5, **C.** MIS 4, **D.** MIS 3. La línea gris representa la distribución de Poisson considerando la media de todas las muestras, mientras que la línea verde contempla la media del grupo. La línea roja es la distribución del grado obtenida para cada periodo de tiempo.

no es estrictamente del tipo regular o *lattice* debido a que el grado de cada nodo es variable. Si bien las muestras cercanas no necesariamente presentan grandes similitudes entre sí en cuanto a la composición polínica, la proximidad temporal es un elemento importante en la formación de enlaces entre las muestras (Fig. 5.2). En cambio, la estructura de la red parece acercarse más a la de una red del tipo Erdős-Renyi en la que el grado de los nodos varía alrededor de la media (Fig. 5.4a).

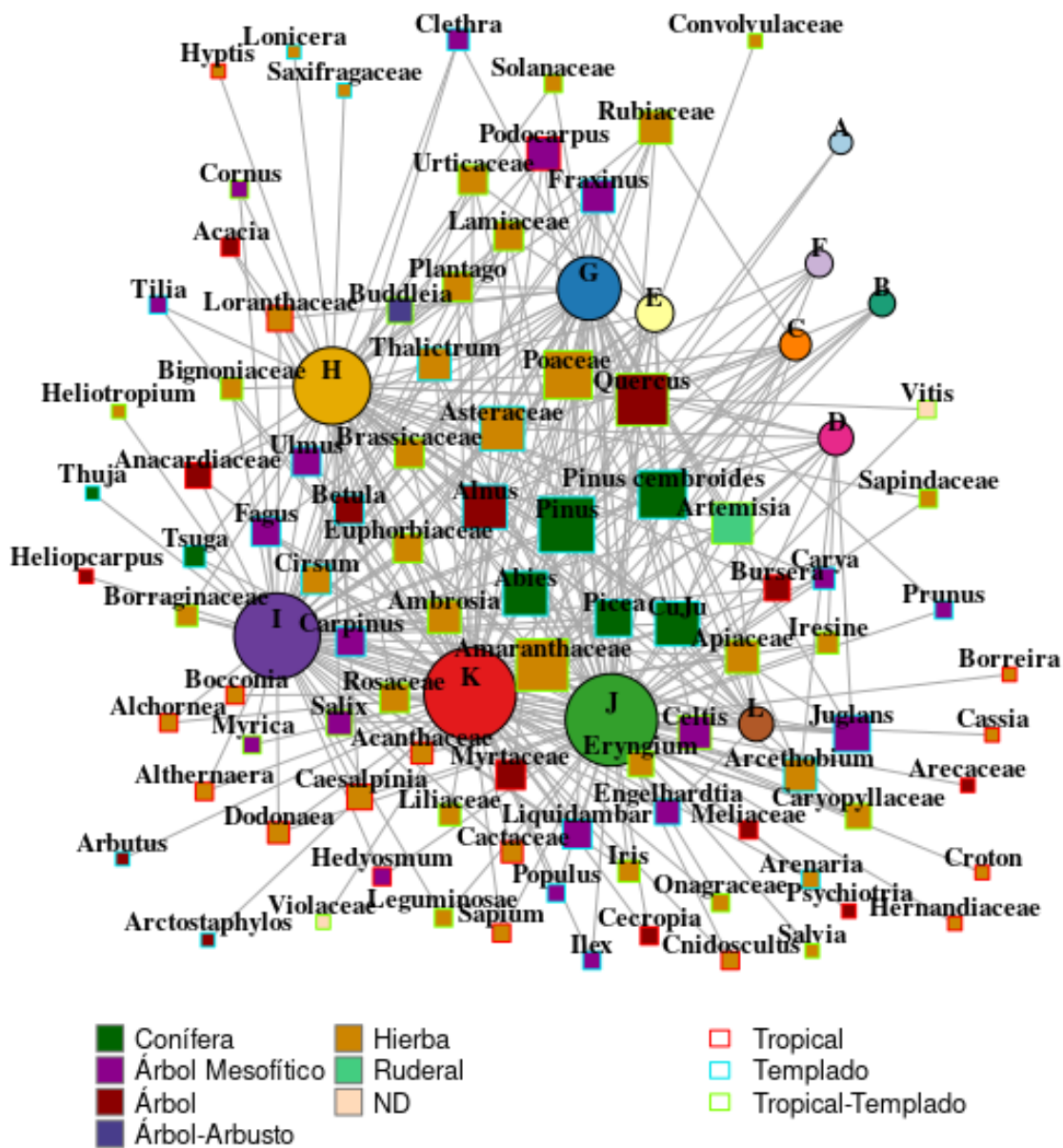


Figura 5.6: Red bipartita entre *taxa* (rectángulos) y grupos de Louvain (círculos). El color de los círculos representa el grupo de la red de muestras. El color del relleno en los rectángulos indica la estructura biológica del taxón, mientras que el contorno representa su afinidad térmica.

El grado promedio de la red completa es 36.94 enlaces, siendo 69 la mayor cantidad que presenta un nodo; sin embargo, la distribución del grado no sigue en el sentido estricto lo estimado por el modelo de red aleatoria tipo Erdős-Renyi, el cual plantea que la distribución

del grado debe seguir la distribución de Poisson (Fig. 5.4b). Comparando ambas distribuciones, la red de muestras se comporta de manera más homogénea; es decir, los nodos tienen probabilidades similares de tener cualquier cantidad de enlaces dentro del rango 0-69.

Al medir la distribución del grado en los distintos estadios isotópicos se observa que durante el MIS 6 la cantidad de enlaces es significativamente inferior a todos los otros ( $\langle K \rangle = 21.19$ ). En el mismo sentido, el MIS 5 tiene menor cantidad de enlaces que los MIS 4 y 3 ( $\langle K \rangle = 35.79$ ). Por el contrario, los MIS 4 y 3 tienen una distribución de grado que no puede considerarse como significativamente distinta ( $\langle K \rangle = 45.21$  y  $49.43$ , respectivamente) (Fig. 5.4c y d; Fig. 5.5).

El grado de la red señala que conforme avanza el tiempo es más probable tener mayor cantidad de enlaces hasta llegar a un punto estable. En términos ecológicos esto se refiere a que el recambio de *taxa* al interior de los MIS 6 y 5 es muy elevado, pero una vez que llegan el MIS 4 y 3, la vegetación alcanza un punto de equilibrio dinámico en el que los *taxa* cambian en cuanto a su abundancia, pero no en lo referente a la riqueza.

Analizando los datos palinológicos mediante una red bipartita entre *taxa* y los grupos de Louvain, se pueden apreciar tanto la configuración ecológica de cada grupo como la importancia relativa de los *taxa* a lo largo del tiempo (Fig. 5.6). Gracias a esta visualización es posible identificar que hay un grupo de *taxa* (rectángulos) centrales y otro grupo periférico. El primero corresponde con aquellos *taxa* presentes en gran parte del registro palinológico; es decir, los formadores de las comunidades capaces de establecerse bajo un rango amplio de temperatura y humedad, tales como *Pinus*, *Quercus*, *Amaranthaceae*, *Alnus* y *Asteraceae*, por mencionar los más frecuentes a lo largo del registro. En contraparte, el segundo grupo se trata de *taxa* intermitentes o migratorios que llegan a la cuenca bajo condiciones ambientales específicas en ventanas temporales cortas, como en el caso de *Acacia*, *Croton*, *Lonicera*, *Prunus* y *Thuja*, por mencionar sólo algunos.

La distribución del grado de la red bipartita presenta características relevantes para la teoría de redes. Por ejemplo, al cuantificar el número de veces que los *taxa* están presentes al menos una vez en las muestras se observa que la distribución sigue una ley de potencias, pues mediante la prueba de hipótesis de bondad de ajuste no es posible rechazar la hipótesis nula ya que  $\alpha = 0.10$  (Fig. 5.7). Lo anterior se refiere que hay gran cantidad de *taxa* que está presente en pocas etapas del registro, mientras que hay unas pocas que prevalecen en la mayoría de las muestras. Estas últimas son los *taxa* centrales o *hubs* de la Fig. 5.6.

El coeficiente  $\gamma$  de esta red es 1.50, lo cual indica que se trata de una red libre de escala con 'régimen anómalo'; es decir, que todos los nodos (*taxa*) están unidos a través de un gran nodo conector o *hub*. En el caso de esta red, el gran *hub* es el género *Pinus*. A partir de  $\sim 250$  muestras (61 %) la probabilidad de seguir encontrando los *taxa* en el registro decae considerablemente. Por tratarse de una red temporal, la Fig. 5.7 indica también la persis-

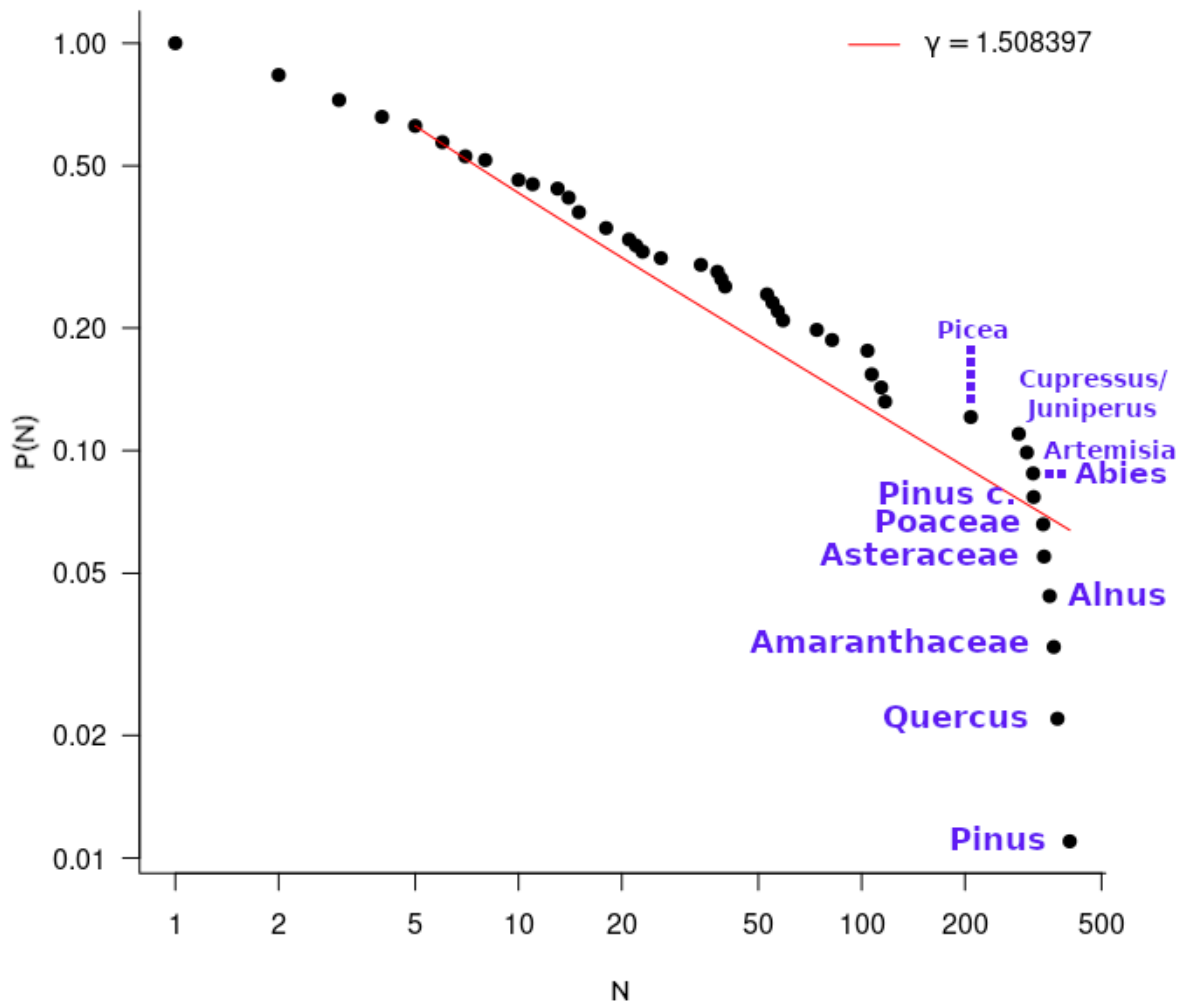


Figura 5.7: Muestras en las que aparecen los *Taxa*. En el eje X aparece la cantidad de muestras o grado ( $N$ ), mientras que en el eje Y se encuentra su probabilidad asociada ( $P(N)$ ). La escala de los ejes es logarítmica.

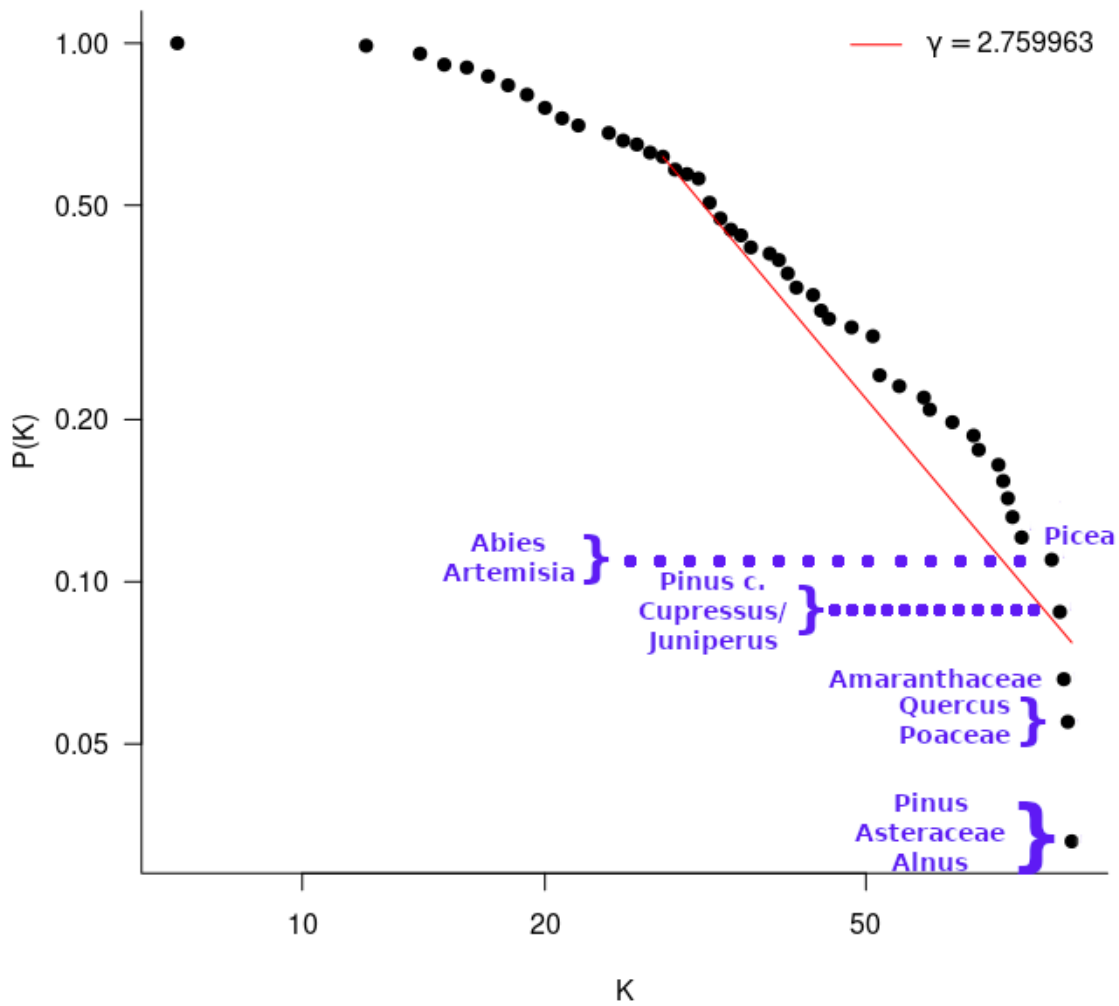


Figura 5.8: Unión entre los *taxa* por medio de una muestra compartida. En el eje X aparece la cantidad de uniones con otros *taxa* o grado (K), mientras que en el eje Y se encuentra su probabilidad asociada (P(K)). La escala de los ejes es logarítmica.

tencia de los *taxa* a lo largo del tiempo en la Cuenca de México. Los nodos cuyo valor K es más elevado son los puntos de encuentro que tiene la vegetación en el tiempo; es decir, son los *taxa* resilientes a los cambios ambientales que se van suscitando y, si bien, pueden llegar a desaparecer del registro en algunas muestras, son capaces de regresar una vez que hay condiciones favorables.

Al igual que con la conexión entre *taxa* y muestras, la unión entre los distintos *taxa* en una misma muestra se obtiene a partir de la red bipartita. La distribución del grado de esta red también sigue la ley de potencias (Fig. 5.8), pero en este caso el coeficiente  $\gamma$  es 2.75; es decir, se trata de una red de ‘ultra mundo pequeño’. Según lo planteado por Barabási y Pósfai (2016), una red de este estilo tiene la propiedad de que la distancia geodésica máxima entre dos de sus nodos queda expresada por el doble logaritmo de la cantidad de nodos ( $\ln(\ln(N))$ ), donde N en este caso es 91, de forma tal que la distancia máxima predicha es de 1.50. Este resultado concuerda con la distancia máxima entre dos *taxa* cualesquiera (2) debido a que hay tres nodos unidos al resto: *Pinus*, *Asteraceae* y *Alnus*. Los *taxa* con valores de K más elevados representan a aquellos que favorecen mayor riqueza de entidades biológicas, pues su presencia no excluye a otros *taxa* o lo hace mínimamente.



# Capítulo 6

## Discusión

### 6.1. Ecología de los grupos de Louvain

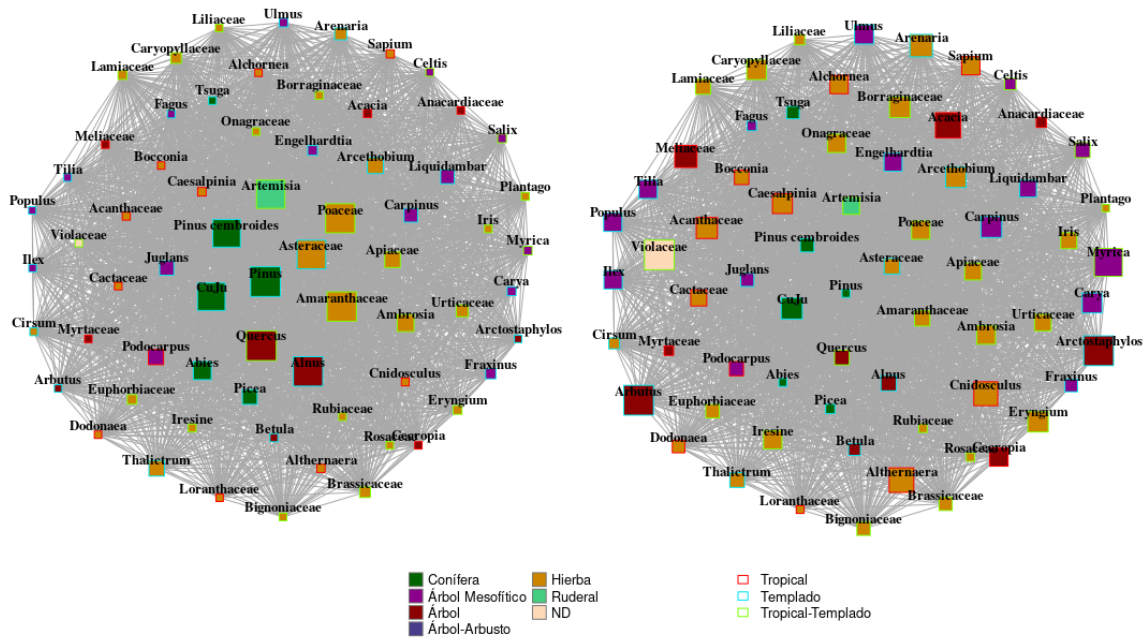
Cada grupo de Louvain se caracteriza por una configuración particular de la vegetación; por una parte hay cambios en la riqueza, pero también los mismos *taxa* presentan variaciones en cuanto a su abundancia.

Mediante proyecciones de la red bipartita (Fig. 5.6) que contemplan únicamente los elementos de cada grupo es posible apreciar tanto los *taxa* más frecuentes como aquellos propios. Los primeros se visualizan como rectángulos grandes en la imagen izquierda, mientras que los segundos como rectángulos grandes en la imagen derecha (Figs. 6.1, 6.2, 6.3).

Tanto con la red bipartita como con las proyecciones es posible apreciar la importancia de los *taxa* centrales entre los que destacan las coníferas como *Pinus*, *Abies*, *Picea* y *Cupressus/Juniperus*. Si bien, éstas son importantes en todo el registro, en los grupos I, H y G se vuelven especialmente relevantes (a excepción de *Cupressus/Juniperus*), apuntando a que en dichos grupos había bosques cerrados y con alta densidad de la cobertura (Rzedowski, 2010). Es importante señalar que *Cupressus/Juniperus* es la única conífera con mayor afinidad hacia los grupos K y J. Otros *taxa* como *Quercus*, *Alnus* y *Artemisia* son especialmente importantes en estos mismos grupos.

Las herbáceas y pastos también son abundantes en el registro; especialmente en los grupos K y J donde se encuentra su mayor riqueza. Sin embargo, son las familias Amaranthaceae, Asteraceae y Poaceae las de mayor importancia en términos de abundancia y frecuencia de aparición a lo largo del registro; incluso en los grupos I, H y G, aunque con menor representatividad que en los grupos K y J. Estas familias se caracterizan por tener gran cantidad de especies tolerantes a distintas condiciones climáticas, por lo que es frecuente encontrar gran diversidad de ellas en sistemas montañosos como el estudiado (González-Zamora et al., 2007).

## Grupo K



## Grupo J

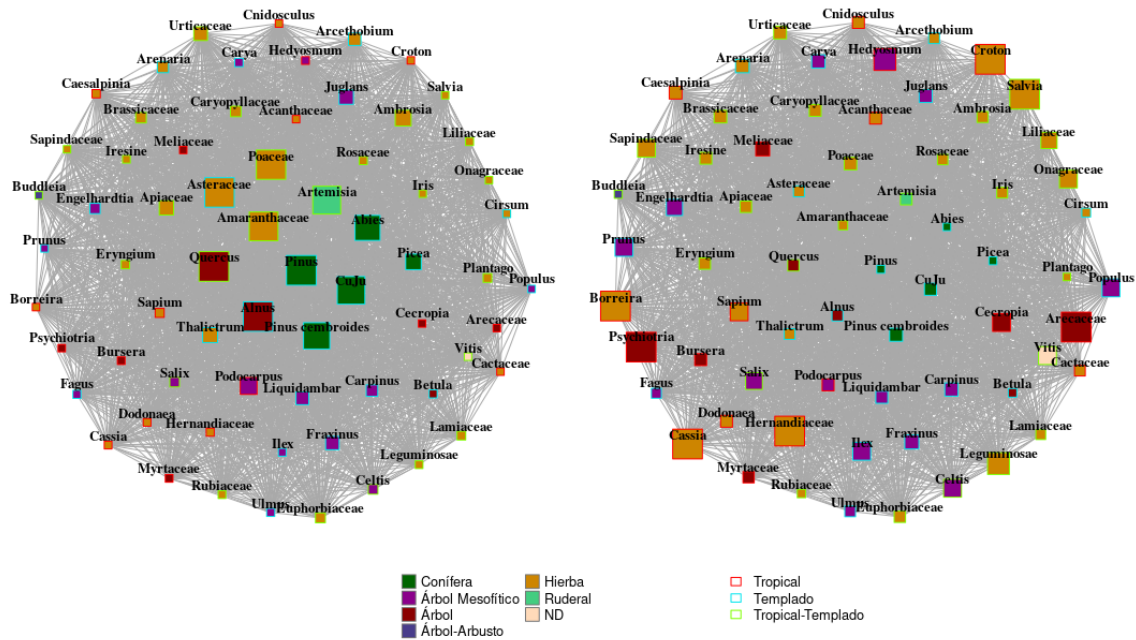
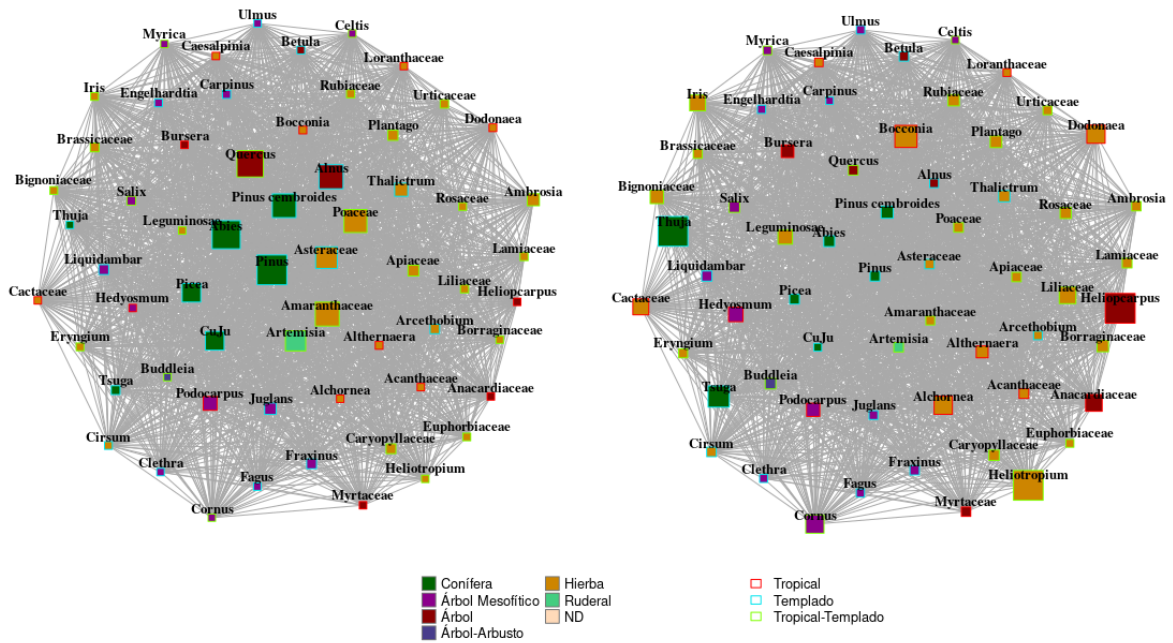


Figura 6.1: Proyección de la red bipartita con *taxa* de los grupo K y J. El tamaño del nodo de la red a la izquierda es proporcional al número de muestras en las que está presente cada *taxa*, mientras que a la derecha es proporcional a la exclusividad de cada *taxa* al grupo. El color del relleno en los rectángulos indica la estructura biológica del taxón, mientras que el contorno representa su afinidad térmica. 53

## Grupo I



## Grupo H

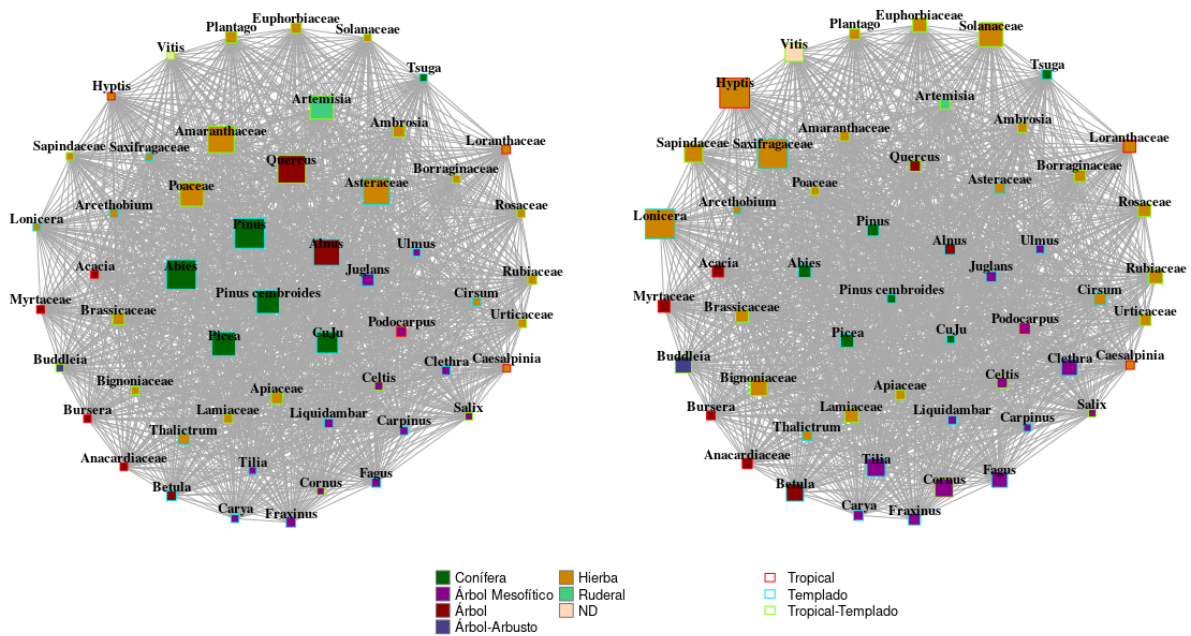


Figura 6.2: Proyección de la red bipartita con *taxa* de los grupo I y H. El tamaño del nodo de la red a la izquierda es proporcional al número de muestras en las que está presente cada *taxa*, mientras que a la derecha es proporcional a la exclusividad de cada *taxa* al grupo. El color del relleno en los rectángulos indica la estructura biológica del taxón, mientras que el contorno representa su afinidad térmica. 54

## Grupo G

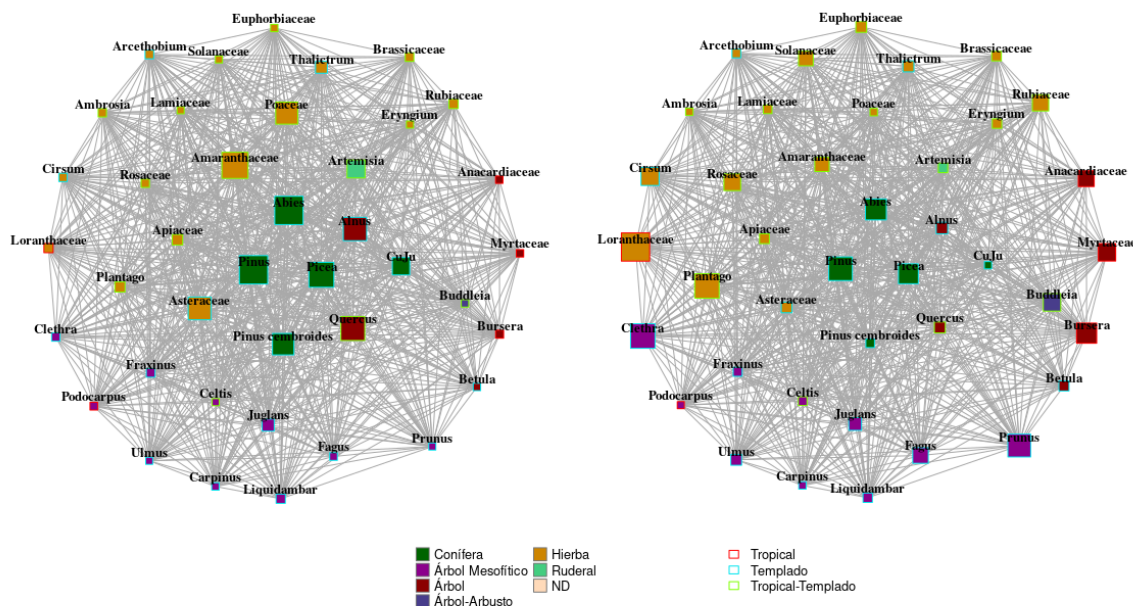


Figura 6.3: Proyección de la red bipartita con los *taxa* del grupo G. El tamaño del nodo de la red a la izquierda es proporcional al número de muestras en las que está presente cada *taxa*, mientras que a la derecha es proporcional a la exclusividad de cada *taxa* al grupo. El color del relleno en los rectángulos indica la estructura biológica del taxón, mientras que el contorno representa su afinidad térmica.

La mayoría de las herbáceas y arbustos identificados tienen tolerancia a climas tropicales y templados, aunque dentro de los grupos K y J se encuentran la mayor cantidad de herbáceas con afinidad a climas tropicales. En estos grupos se encuentran la familia Cactaceae, la cual es característica de sitios con condiciones sumamente secas; *Caesalpinia*, con gran dependencia a la estacionalidad y *Croton*, un género con gran riqueza de especies que se encuentra principalmente en regiones tropicales con climas semi-áridos y secos en donde predomina la vegetación secundaria (González-Esquivel et al., 2019), entre otras. Algunas herbáceas con estas características llegan a encontrarse en ambos grupos, pero es poco frecuente encontrarlas en un grupo distinto y, de ser así, están con escasos conteos.

Al igual que las herbáceas, los árboles mesofíticos tienen mayor relevancia en los grupos K y J, pues en ellos se encuentra la mayor riqueza de este grupo. Tal es el caso de *Ulmus*, *Tilia*, *Populus*, *Ilex*, *Carpinus* y *Engelhardtia*, por mencionar algunos. La mayoría de los árboles mesofíticos presentes en el registro tienen afinidad por los climas templados, por lo que su reducción o desaparición indica temperaturas más elevadas (Worrall et al., 2013).

Por lo tanto, es posible inferir que las condiciones en los grupos K y J son generalmente

de climas templados húmedos en donde la vegetación está compuesta principalmente por herbáceas, *Quercus Alnus* y árboles mesofíticos. En este sentido, la vegetación es de bajo tamaño con presencia pero no dominancia de coníferas. Si bien, pudieron proliferar los bosques cerrados, con gran densidad arbórea y abundante disponibilidad de agua de *Quercus* y bosques mesófilos, también pudieron estar presentes grandes extensiones de pastizales alpinos y subalpinos (Rzedowski, 2010). Sin embargo, en algunos momentos ocurren episodios repentinos de calentamiento que facilitan el establecimiento de herbáceas tropicales que desaparecen tras el descenso de la temperatura.

Los grupos I, J y H, por su parte, apuntan a que la vegetación es cerrada, con gran dominancia de las coníferas y menor diversidad de herbáceas y árboles mesofíticos, indicando que se trata de climas ligeramente templados en los que llegan a presentarse *taxa* (árboles, principalmente) de climas tropicales.

## 6.2. Paleocomunidades en el tiempo

Mediante datos geoquímicos es posible inferir los cambios ambientales que ocurrieron en una cuenca a partir de la estratigrafía sedimentaria de lagos. Cada elemento químico aporta información relevante para llevar a cabo una reconstrucción y proponer un escenario paleoambiental, por lo que es importante analizar los distintos elementos y sus relaciones geoquímicas (Boyle, 2001).

Un elemento ambiental relevante es la humedad. Mueller et al. (2009) plantean que es posible reconstruir las condiciones de sequía mediante una relación geoquímica de cuatro elementos: Ti, Fe, Al y Ca. Los primeros tres llegan al registro sedimentario gracias al arrastre ocasionado por la lluvia, de manera tal que si llueve poco, estos elementos estarán en bajas concentraciones. Adicionalmente, cuando la lluvia es baja, la concentración de sustancias disueltas en la columna de agua aumenta propiciando la precipitación de  $CaCO_3$  autigénico, por lo que la relación  $Ca/\Sigma(Ti, Fe, Al)$  señala condiciones de sequía cuando sus valores son altos, y condiciones de mayor humedad cuando los valores son bajos.

Las micropartículas de carbón, por su parte, han sido utilizadas como un *proxy* que indica la ocurrencia de incendios en la cuenca donde se depositan los sedimentos. Esta relación entre carbón e incendios corresponde con estudios dendrocronológicos publicados desde la década de 1980 (Whitlock y Larsen, 2001). Los análisis de carbón cuantifican la cantidad de partículas carbonizadas en los sedimentos, por lo que los picos de carbón indican eventos de fuego pasados.

Otro factor que influye sobre la vegetación es la insolación; es decir, la cantidad de energía que entra al sistema (Caballero et al., 2019). Si bien, durante el verano hay mayor energía que en invierno, los parámetros orbitales provocan que estos valores sean dinámicos. La estacionalidad, entendida como la diferencia entre insolación de verano e invierno, indica el



rango al que deben adaptarse los *taxa* entre las épocas más cálidas y frías del año.

A su vez, la temperatura es otro elemento climático de gran importancia. A pesar de ser un factor fundamental que condiciona a los ecosistemas, es difícil encontrar registros locales de la paleotemperatura (Correa-Metrio et al., 2013). Ante lo anterior, se han realizado múltiples investigaciones que buscan reconstruir la temperatura a nivel global o regional mediante  $\delta^{18}\text{O}$ . Gracias a la cuantificación de este isótopo se ha podido establecer que cuando la medición se realiza sobre núcleos de hielo, valores más grandes representan temperaturas más elevadas y viceversa. A través de esta herramienta ha sido posible identificar eventos climáticos de temporalidad considerable o de mediana escala como los estadios isotópicos marinos, así como eventos de corta duración como los Eventos Henrich o Dansgaard-Oeschger (D-O) (Bassis et al., 2017; Laskar et al., 2004).

Con base en las relaciones geoquímicas descritas anteriormente, en la Fig. 6.4 es posible apreciar que la vegetación correspondiente al MIS 6 (~150-132 ka) es muy estable y resistente a los cambios exceptuando la muestra más antigua, pues las perturbaciones que ocurrieron en la cuenca tales como los periodos de sequía y el paulatino incremento de la temperatura, no representaron cambios suficientemente importantes como para que las muestras dejaran de pertenecer al grupo K. Cuando llega a cambiar el grupo, la vegetación retorna a condiciones previas. En las muestras de esa temporalidad se observa la mayor riqueza de *taxa* en el registro, a lo que se le suma la menor cantidad de *Pinus*; es decir, la comunidad no presenta dominancia clara de alguno de sus miembros, pues por una parte, hay niveles bajos de *Pinus* y, por el contrario, *Quercus*, *Amaranthaceae*, *Alnus*, *Asteraceae*, *Poaceae*, *Artemisia* y *Cupressus/Juniperus* presentan valores elevados (Fig. 6.5).

Tras el aumento de la temperatura hacia el final del MIS 6 ocasionado por la modificación de los parámetros orbitales y reflejado en el aumento tanto de  $\delta^{18}\text{O}$  como de la estacionalidad (Caballero et al., 2019) (Fig. 6.4), la vegetación se mantuvo estable incluso tras la presencia de incendios. Sin embargo, la vegetación sufrió un forzamiento térmico continuo desde el inicio del MIS 5e que provocó cambios en su composición pues hubo transiciones entre los grupos J, I y H; los mismos que posteriormente se volverían predominantes. A este periodo de extremo calentamiento se le conoce como Eemian (~129-116 ka) y es de especial interés por tratarse de un momento análogo imperfecto al calentamiento actual en el que hubo vegetación de latitudes medias en zonas del Ártico tras el derretimiento de los glaciares provocado por anomalías orbitales (Salonen et al., 2018). En la Cuenca de México se nota un incremento de *Pinus*, *Pinus cembroides* y *Abies*, los cuales pudieron establecerse fácilmente tras el retroceso de los glaciares (Gugger et al., 2011). Por el contrario, el resto de *taxa* centrales o *hubs* mostraron una disminución en los conteos (Fig. 6.5).

Hace ~127 ka hubo un descenso abrupto de la temperatura llamado evento Tunturi, ocasionando que ~3 ka después la vegetación de la cuenca presentara unicamente conteos muy bajos de *Pinus*, *Quercus* y otros pocos *taxa* centrales presentes en gran parte del registro (ver

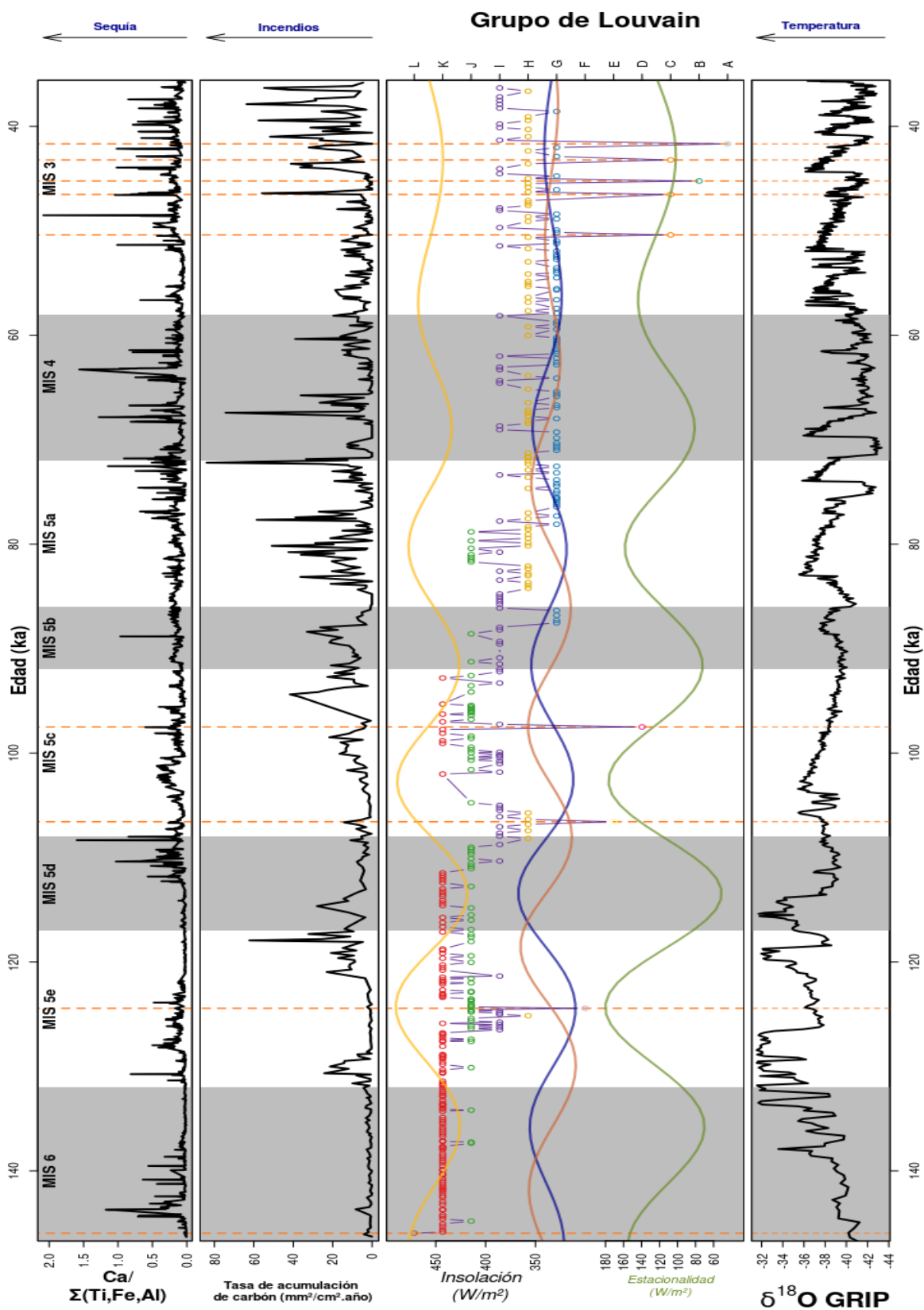


Figura 6.4: Grupos polínicos de Louvain e indicadores paleoambientales: Relación  $\text{Ca}/\Sigma(\text{Ti, Fe, Al})$  (Ortega-Guerrero et al. (2020)), Micropartículas de carbón (Martínez-Abarca et al., 2021), Estacionalidad (verde), Insolación de verano (amarillo), invierno (azul) y otoño (naranja) ( $\text{watts}/\text{m}^2$ ) (Laskar et al., 2004) y  $\delta^{18}\text{O}$  (Johnsen et al., 1997).

Tabla 5.1, grupo F). Si bien, este evento ha sido estudiado principalmente mediante registros marinos y sedimentarios cercanos al Ártico (Salonen et al., 2018), cabe plantear que la señal de dicho evento pudo quedar registrada en la Cuenca de México a causa de los procesos oceánicos que ocurren en el Atlántico Norte. Caballero et al. (2019) plantean que durante los eventos Henrich el agua fría que proviene del derretimiento glaciario se incorpora al Atlántico Norte, lo que provoca una alteración a la Circulación de Vuelco Meridional del Atlántico (AMOC, por sus siglas en inglés), volviéndola más débil. A su vez, esta modificación a la AMOC provoca que la Zona de Convergencia Intertropical, zona donde convergen los vientos alisios del norte y sur, se desplace hacia latitudes más sureñas, provocando variaciones en cuanto a temperatura y precipitación. En edades más recientes se han podido detectar estos patrones en la cuenca, coincidiendo en mostrar condiciones secas y frías (Caballero et al., 2019).

Posteriormente, la vegetación retorna a los grupos previos K y J de manera alternada a pesar de la inestabilidad térmica de finales del MIS 5e e inicios del MIS 5d. Este retorno se debe al descenso de *Pinus* e incremento de *Quercus*, *Alnus*, *Asteraceae*, *Poaceae*, *Artemisia* y *Cupressus/Juniperus*.

Hacia finales del MIS 5d (~112 ka) comenzó a aumentar la estacionalidad, provocando que la vegetación dejara atrás las características de los grupos K y J para transitar hacia los grupos I y H. En este periodo resalta la importancia relativa tanto de *Pinus* y *Pinus cembroides* - árboles muy resistentes a las condiciones de suelos ácidos y temperaturas más altas elevadas - como de *Quercus* y *Poaceae*. Por el contrario, *Alnus*, *Asteraceae*, *Artemisia* y *Cupressus/Juniperus* tienen valores bajos en sus conteos (6.5), indicando que se pasó de condiciones frías y húmedas a un breve periodo cálido y seco (Salonen et al., 2018).

Hace ~106 ka (inicios del MIS 5c) se presentó un periodo de incendios (Fig. 6.4) que provocó fuertes cambios en la vegetación, pues en el registro hay una dominancia de *Pinus cembroides* y *Picea* (grupo E). Mientras que la primera es una especie capaz de establecerse en zonas degradadas y con suelos poco profundos, *Picea* suele encontrarse en zonas frías y húmedas en las que ocurrieron incendios (Foster, 1985; Ortega-Rosas et al., 2008). Posteriormente, la temperatura presentó oscilaciones breves pero hace ~103 ka alcanzó un punto elevado que disminuyó lentamente. El incremento de temperatura coincidió con el aumento de la estacionalidad y un periodo importante con sequías moderadas (Martínez-Abarca et al., 2021), provocando que nuevamente la vegetación transitara de condiciones del grupo J al grupo I donde *Poaceae*, *Asteraceae*, *Artemisia* y *Pinus cembroides* aumentaron, mientras que descendieron *Pinus* y *Quercus*, indicando que la vegetación pasó de bosques mixtos a pastizales con árboles aislados.

Al disminuir la estacionalidad y temperatura, la vegetación pudo retornar a los grupos K y J de manera intercalada debido a que la abundancia de *Pinus* disminuyó hasta llegar a valores similares presentes en el MIS 5e. Cabe resaltar que a los ~97 ka aparece una sequía



importante en el registro, provocando que disminuyera considerablemente la abundancia de *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, Asteraceae, Poaceae, *Pinus cembroides*, *Abies* y *Artemisia* (grupo D).

Hacia finales del MIS 5c la vegetación nunca regresó al grupo K, pues hasta ese periodo hubo múltiples extinciones locales de herbáceas y vegetación alpina que no soportaron periodos prolongados de calentamiento y enfriamiento. Así mismo, la abundancia de *Pinus* comienza a crecer paulatinamente hasta llegar a máximos históricos 6.5. Jiménez-Moreno et al. (2007) reportan que para el lago Bear en Utah, *Pinus* presenta mayores conteos durante el MIS 5c y 5a. Sin embargo, para la Cuenca de México, los valores máximos se encuentran en el MIS 5b y 4.

Durante el MIS 5b la vegetación pasó a mostrar características principalmente del grupo I con cantidades importantes de *Abies*, *Picea*, *Pinus cembroides* y especialmente *Pinus*. En sentido opuesto, *Quercus*, Amaranthaceae, *Alnus*, Asteraceae, Poaceae y *Artemisia* decrecen sus conteos considerablemente. Hacia el máximo térmico de este periodo (Interstadial 22, según Rasmussen et al. (2014) ~89 ka) la vegetación pasó a formar parte del grupo G. Este salto de la comunidad vegetal se asocia con los máximos conteos de *Pinus* y con la terminación de un incendio prolongado en la cuenca, por lo que es posible inferir que *Pinus* mostró un crecimiento en sus poblaciones Foster (1985); Rzedowski (2010).

Tras la llegada del MIS 5a (~86 ka) disminuye la temperatura, lo que conlleva a la posterior disminución de *Pinus*, provocando que la vegetación retornara al grupo J brevemente gracias al incremento de *Quercus*, Amaranthaceae, *Alnus*, Asteraceae, Poaceae, *Artemisia*, *Cupressus/Juniperus* y *Picea* (Fig. 6.5). En seguida, ocurrieron transiciones sumamente importantes para entender la dinámica posterior de la vegetación en la Cuenca de México. Por una parte, la temperatura seguía una tendencia ascendente tras llegar a un mínimo en ~40 ka. Además, la estacionalidad volvía a ser muy elevada, provocando incendios sumamente frecuentes e importantes sequías; algo concordante con lo planteado por Torres-Rodríguez et al. (2015) y Martínez-Abarca et al. (2021). La combinación de estos factores explica que haya ocurrido una transición del grupo H al J, teniendo hacia mediados del MIS 5a (~79 ka) la última muestra perteneciente al grupo J. Durante el resto de este estadio isotópico el grupo más recurrente fue G a causa del incremento de *Pinus* en el registro. Igualmente, se observa que la estacionalidad deja de ser tan marcada y comienza a estabilizarse.

Hacia finales del MIS 5a, se vuelven más frecuentes los periodos de enfriamiento y calentamiento repentino. Hacia los ~75 ka se registra una disminución abrupta de la temperatura, así como un incremento en la frecuencia de sequías. Tras este cambio ambiental, la vegetación transita brevemente al grupo I y H ya que disminuyen *Pinus*, Amaranthaceae, Asteraceae y *Abies* por una parte, y aumentan *Quercus*, *Alnus* y *Cupressus/Juniperus*, apuntando a que volvió a haber disponibilidad de agua (Rzedowski, 2010). Sin embargo, la vegetación es capaz de retornar al grupo G una vez que vuelve a aumentar la temperatura global provocando que *Quercus*, *Alnus* y *Cupressus/Juniperus* decrezcan nuevamente (Fig. 6.5).

Al inicio del MIS 4 aparece nuevamente un ciclo en el que primero la temperatura es baja y posteriormente sube rápidamente. A causa de dichos cambios, así como de intensos incendios la vegetación transita entre los grupos I, H y G (Fig. 6.4). Sin embargo, una vez que la temperatura vuelve a disminuir y presenta pocas variaciones, la vegetación retorna al grupo G gracias a la resiliencia de la comunidad. En este periodo *Pinus* y *Picea* se mantienen relativamente estables con abundancias elevadas, mientras que el resto de los *hubs* cuentan con valores muy bajos salvo algunas excepciones asociadas con periodos de sequías o incendios (Figs. 6.4, 6.5). En contraste, durante este periodo en la parte central de Estados Unidos había dominancia de herbáceas de las familias Poaceae y Asteraceae (Jiménez-Moreno et al., 2007).

Durante el resto del periodo la temperatura fue baja, aunque hubo otro evento de calentamiento (D-O 18) hace  $\sim 62$  ka (Rasmussen et al., 2014). Cerca de 3 ka después, se registra el único nodo del grupo I entre los 62 y 51 ka, el cual se caracteriza por presentar disminución de *Pinus* por un lado, y un incremento importante de *Quercus*, *Alnus*, Asteraceae, Poaceae, *Artemisia*, *Cupressus/Juniperus* y *Picea* (Fig. 6.5). Con el inicio del MIS 3 la temperatura aumentó rápidamente (D-O 17 y 16), aunque la vegetación no presentó cambios de grupo más allá de la intermitencia entre los grupos H y G.

Ante el evento Heinrich H 5a ( $\sim 52$  ka) (Rasmussen et al., 2014), la vegetación transita hacia el primer registro del grupo C tras  $\sim 2.5$  ka. Este grupo se caracteriza por tener conteos muy bajos de *Pinus* y baja riqueza. El segundo nodo de este grupo aparece a los 46.5 ka y coincide con el registro de un periodo con incendios intensos, tras el cual la vegetación retorna a los grupos H y G. Tras los periodos de incendios hay algunos *taxa* que se ven favorecidos brevemente, como Asteraceae, *Abies* y *Artemisia* (Fig. 6.5). Es importante señalar que *Pinus* es capaz de regresar a mostrar valores elevados en sus conteos después de los periodos con intensos incendios, pero no así *Picea*. Si bien, ambas coníferas se ven favorecidas ante la presencia de incendios (Foster, 1985), el género *Picea* es sensible a las condiciones de sequía, las cuales son frecuentes hacia el final del registro (Schuster and Oberhuber, 2013).

Cerca de 2 ka después aparece la muestra aislada del grupo B; aquella con mayor conteo de Amaranthaceae del registro. Al ser una familia de herbáceas que contiene cientos de especies, es posible encontrar algunas con afinidad por las bajas temperaturas y otras cuya tolerancia a temperaturas elevadas es considerable (Rzedowski, 2010). Sin embargo, hacia este punto, la estacionalidad es menor que en momentos cercanos, por lo que es posible inferir que se trata de un evento con bajas temperaturas en la Cuenca de México.

Entre  $\sim 47$  y 45 ka se presenta el evento H5 en el que las temperaturas son sumamente bajas. En este contexto, se presenta la última muestra del grupo C a los 43 ka en la que nuevamente hay muy bajos conteos de *Pinus*. Cabe destacar que tanto el registro de tefras como los incendios hacia la parte superior del núcleo son muy abundantes (Ortega-Guerrero et al.,

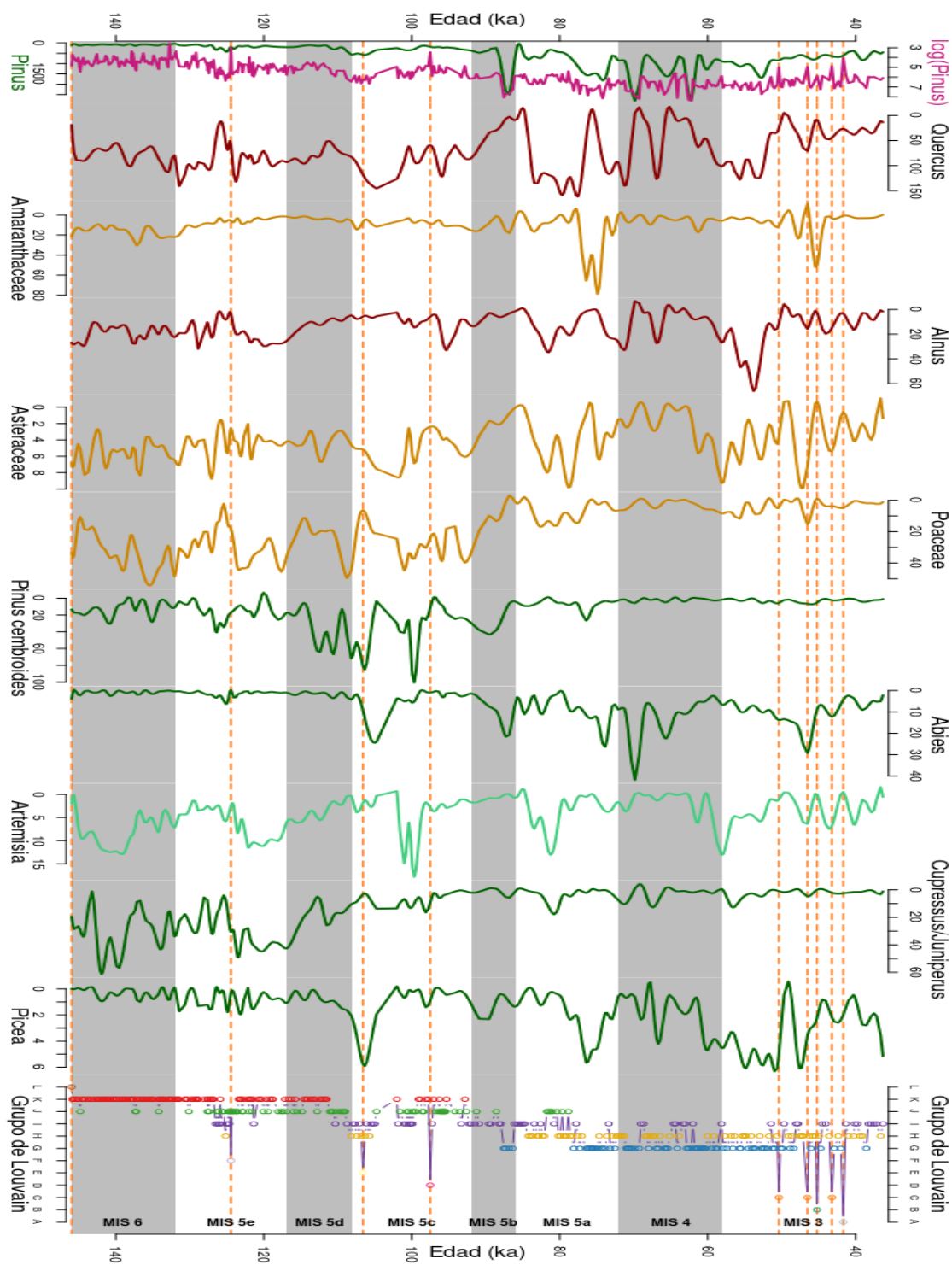


Figura 6.5: Abundancia en conteos de los *taxa* centrales o *hubs* y la configuración de los grupos de Louvain en el tiempo. El color de las líneas muestra si se trata de una conífera (verde), herbácea (amarillo), árbol no conífera (rojo oscuro) o arbusto-ruderal (azul claro). Debido a que los datos crudos tienen gran cantidad de ceros se utilizó un suavizado de los datos que permita detectar las tendencias generales de los *taxa*. En el caso de *Pinus* se indica también la log abundancia (rosa) para apreciar momentos puntuales con grandes ascensos y descensos del género.

2020; Martínez-Abarca et al., 2021). Todas estas alteraciones que tuvieron lugar en la cuenca provocaron que la composición de vegetación varíe entre muestras cercanas, principalmente entre los grupos I, H y G, haciendo poco frecuente en esta parte del registro encontrar muestras consecutivas que pertenezcan al mismo grupo.

Finalmente, el nodo aislado del grupo A se presenta a los  $\sim 41$  ka. En esta muestra, la abundancia de *Pinus* es casi tan baja como el mínimo de todo el registro, pero a diferencia de otros nodos aislados con bajos conteos de este género, en esta muestra hay una cantidad importante de *Quercus*.

### 6.3. Resiliencia y puntos de no retorno de las comunidades vegetales

La resiliencia puede entenderse como la capacidad de un sistema para mantener su funcionalidad tras la presencia de alteraciones o cambios; propiedad común entre los sistemas complejos. Además, la pérdida de resiliencia en un sistema ecológico puede representar cambios irreversibles e impredecibles (Gao et al., 2016).

Los cambios en las comunidades a lo largo del registro se deben a diversos factores que actúan en varias escalas y cuya intensidad es distinta. Por una parte, aparece la temperatura global como un elemento que condiciona la composición polínica en el registro pero cuyo efecto se ve desfasado ligeramente debido al tiempo que tarda en transmitirse la señal desde los núcleos de hielo hasta un *proxy* complejo en la Cuenca de México; un lago de altura. Dicho desfase ( $\sim 2-3$  ka) fue estudiado por Correa-Metrio et al. (2013) para este mismo lago y uno en Petén-Itza, Guatemala cuya altitud es menor a la de Chalco, encontrando que la respuesta de la vegetación es más rápida en la zona con baja altitud.

Sin embargo, la intensidad de los cambios globales de temperatura varía dependiendo de otro factor global: la estacionalidad. Es relevante considerar que cuando ésta es alta llegan a registrarse mayores cambios entre grupos que cuando es baja, de forma tal que la combinación entre temperatura y estacionalidad maximiza o minimiza los efectos de estas variables por separado sobre la vegetación (Fig. 6.4).

Factores locales y regionales como la precipitación e intensidad de incendios también propician cambios en la vegetación, aunque el impacto que éstos tengan puede variar. Los conteos de polen y mediciones de carbón se han asociado en paleoecología debido a que el fuego es considerado como un elemento del ecosistema que opera a corto, mediano y largo plazo (Whitlock y Larsen, 2001). En este caso se observa que la vegetación responde al fuego tanto a corto como a largo plazo. Ejemplos de perturbaciones rápidas las encontramos hacia la parte final del registro (Fig. 6.4 MIS 4 y 3) en donde la vegetación cambia repentinamente entre grupos. Sin embargo, los incendios también operan a largo plazo ya que pueden provo-

car extinciones locales y cambios en la composición de *taxa* que conduzcan a la vegetación hacia un punto de no retorno si los incendios son frecuentes e intensos (Fig. 6.4 MIS 5b y 5a).

Sin embargo, el componente más importante en las comunidades biológicas de la Cuenca de México es la historia vista como la acumulación de procesos que afectan a la vegetación. En las Figs. 5.1 y 5.4 es posible observar que los nodos del MIS 6 tienen menor probabilidad de tener enlaces por dos motivos. El primero es que la vegetación tiene mayor riqueza de *taxa* y el recambio es mayor en periodos cortos de tiempo, permitiendo que múltiples configuraciones de la vegetación queden agrupadas en el grupo K. En este sentido, la elevada biodiversidad representa un elemento fundamental que permite la resiliencia, al igual que en estudio realizado por Adolf et al. (2020).

El segundo motivo es que la vegetación de periodos fríos no logra mantenerse durante épocas cálidas prolongadas debido a que las condiciones de temperatura son tan adversas que no es posible refugiarse en las zonas altas a largo plazo, tal como lo propone el modelo de islas en el cielo Mastretta-Yanes et al. (2015) (Fig. 6.6 A), ante lo cual dicho modelo debe contemplar que las extinciones locales pueden ocurrir si el cambio ambiental es abrupto y sostenido, tal como en el paso MIS 6-5 (Fig. 6.6 B), pero la vegetación de zonas altas puede ser resiliente si el incremento de temperatura es de corta duración, permitiendo que estas especies sean capaces de recolonizar zonas bajas una vez que desciende la temperatura, tal como lo indican los nodos subsecuentes a los episodios de calentamiento del MIS 4 (Fig. 6.5).

Con el aumento de la temperatura y estacionalidad que ocurrió en el MIS 5e, la vegetación transitó hacia nuevos grupos que posteriormente serían más frecuentes, pero fue capaz de retornar al grupo previo. Sin embargo, los forzamientos climáticos provocaron que varios *taxa* no volvieran a estar presentes.

Esto mismo ocurrió hacia inicios del MIS 5c, cuando aumentaron la temperatura y la estacionalidad, provocando que desaparecieran del registro aún más *taxa*. Si bien existió una creciente pérdida de riqueza, hubieron algunos *taxa* que se vieron favorecidos por las modificaciones climáticas. Sin embargo, los cambios globales no fueron los únicos responsables de la configuración futura de la vegetación; pues durante el MIS 5b ocurrió un periodo con incendios (~89 ka) que provocó un gran aumento en los conteos de *Pinus*. Contrario a lo planteado por Alfaro-Reyna et al. (2019), la vegetación pasó a estar dominada por *Pinus* y no por *Quercus* tras los fuertes incendios de este periodo.

*Pinus*, al ser formador de ecosistemas, logró extender su importancia ecológica y abarcar mayores espacios como aquellos dejados por *Quercus* (Rzedowski, 2010), ocasionando que otros *taxa* perdieran relevancia. Así mismo, gran cantidad de herbáceas quedaron extintas localmente, volviendo inviable la recolonización de las zonas que antes habitaban. Por tal motivo, la importancia de *Pinus* fue mucho mayor que en etapas previas, trayendo consigo

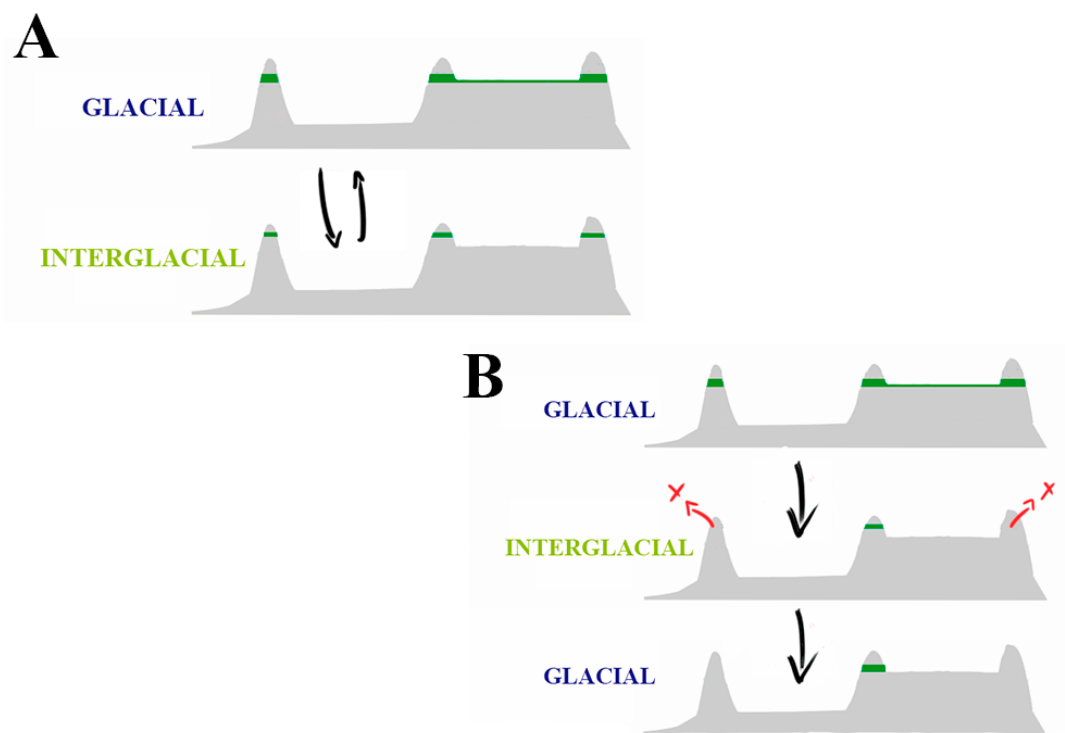


Figura 6.6: **A.** Modelo de islas en el cielo. **B.** Modelo de islas en el cielo que contempla no sólo la migración altitudinal de las especies, sino también la posibilidad de encontrar extinciones locales. Modificado de Mastretta-Yanes et al. (2015).

que la vegetación fuera más homogénea a partir del MIS 5a.

Si bien, posteriormente (MIS 4 y 3) hubieron fluctuaciones importantes de temperatura a nivel global registradas en  $\delta^{18}\text{O}$  (Eventos D-O y Heinrich), la vegetación mostró mayor estabilidad que en el pasado. Tanto Torres-Rodríguez et al. (2015) como Martínez-Abarca et al. (2021) coinciden en que las condiciones climáticas en la Cuenca de México durante el MIS 4 eran húmedas y frías, aunque no tan frías como durante el MIS 6. Ante estos cambios térmicos de corta duración, los *taxa* arbóreos con afinidad por climas templados (*Quercus*, *Alnus*, *Abies* y *Picea*) comienzan un proceso en el que se suceden unos a otros en cuanto a su importancia en las comunidades vegetales conformando distintos tipos de bosques en donde *Pinus* es un elemento común de gran relevancia 6.4.

Si bien, la variabilidad ambiental que hay en el Lago de Chalco depende fuertemente de la insolación y, por tanto, de la estacionalidad (Caballero et al., 2019), hacia los MIS 4 y 3 la estacionalidad en la Cuenca de México tuvo menor amplitud que en el pasado, aunque los incendios fueron más abundantes e intensos (Torres-Rodríguez et al., 2015). Ante estas condiciones, los forzamientos externos fueron menos importantes que en el pasado y facilitaron

que la configuración de equilibrio dinámico adoptada por la vegetación le permitiera tener gran resiliencia a las variaciones ambientales, principalmente a los forzamientos internos y de corto plazo, lo que se expresa en la red de muestras (Fig. 5.2) a través de una gran cantidad de enlaces.

De esta manera, se aprecia que tanto los forzamientos globales o externos (variaciones climáticas con importantes aumentos y descensos de temperatura) como los forzamientos internos (incendios y actividad volcánica) pueden llegar a modificar la composición de la vegetación en la Cuenca de México. Depende de cómo está configurada la vegetación, al igual que de la intensidad y duración de los forzamientos si la vegetación llega a un punto de no retorno hacia condiciones previas o si es posible regresar a un estado anterior.

En este sentido, aumenta la importancia de que las redes entre *taxa* tengan características de redes libres de escala, pues gracias a los *hubs* o *taxa* centrales, la vegetación logra ser resiliente ante gran cantidad de perturbaciones.

## 6.4. Uso futuro y aportes de las Paleoredes

Si bien, el uso de redes en biogeografía ya ha sido explorado (Dos Santos et al., 2012; Raggi et al., 2019), en el área de la paleoecología resulta ser una novedad, por lo que en este estudio fue posible identificar tópicos sobre los cuales sería importante profundizar mejorar las técnicas analíticas para una mejor comprensión de los cambios en las paleocomunidades.

Una mejora importante puede estar en el análisis de comunidades. Al tratarse de redes con interpretación ecológica, basar el agrupamiento en la modularidad podría plantearse no sólo mediante una regla de decisión que permita una mejora mínima, sino a través de un intervalo de mejora, haciendo factible recuperar grupos de transición; puentes entre grupos que aportan información sobre los procesos de cambio.

Adicionalmente, será relevante plantear estudios que contemplen más de un núcleo con el fin de analizar procesos de migración latitudinal y longitudinal, así como eventos de extinciones locales y regionales.

Además, desde la ciencia de redes será importante estudiar las características de las redes adaptativas; redes temporales cuya distribución de grado se asemeja a una red de tipo Erdős-Rényi, pero que cambian sus características a partir de eventos puntuales. Si bien, la vegetación de la Cuenca de México responde a variables ambientales, la manera de adaptarse a nuevas condiciones sigue una dinámica no lineal, pues responde de manera diferente ante distintas combinaciones de variables, al igual que lo reportado por Glover et al. (2020) en el sur de California.

Entre los aportes de las paleoredes destaca la posibilidad de plantear estrategias de con-

servación de las comunidades vegetales con datos de largo plazo sumamente relevantes ante escenarios de cambio climático (Willis et al., 2007). La estrategia toma como base identificar la distribución de grado en las proyecciones de la red bipartita (Figs. 5.7, 5.8). Una estrategia de conservación basada en redes paleoecológicas debe centrarse en el mantenimiento de los *hubs*, pues los *taxa* centrales son resilientes a la gran variabilidad climática ya que están presentes en gran parte del registro palinológico. Por el contrario, los *taxa* que se encuentran en la periferia de la red bipartita son intermitentes e incapaces de mantenerse a través de periodos prolongados en la cuenca.

Igualmente, a partir de la Fig. 5.8 es posible confirmar que pocos *taxa* tienen unión con el resto de la comunidad, convirtiéndose así en elementos fundamentales dentro de las comunidades. Estos *hubs* conectan a la comunidad en su conjunto, por lo que perderlos representaría un aumento considerable en la distancia entre el resto de *taxa*.

La estrategia de conservación planteada no quiere decir que no sea importante conservar aquellos *taxa* de los nodos periféricos; por el contrario, mediante el análisis del cambio de grupos de Louvain queda de manifiesto lo importante que es para la cuenca no perder definitivamente a los *taxa*, ya que al momento de haber extinciones locales puede ser imposible recuperar las características anteriores de la vegetación.



# Capítulo 7

## Conclusiones

El análisis de redes con datos peleoecológicos permite identificar tendencias climáticas y procesos de cambio ambiental a escala global, regional y local, por lo que es importante continuar su exploración con otros *proxies*.

El análisis de redes permite detectar puntos de no retorno a configuraciones previas de la vegetación tras forzamientos climáticos prolongados que alteraron las condiciones en la cuenca. Sin embargo, si los forzamientos no son prolongados sino puntuales, la vegetación es capaz de regresar a su estado previo.

Así mismo, con este estudio fue posible observar que la vegetación de periodos cálidos tiene menor riqueza de especies, pero es más resiliente que la vegetación de periodos fríos; es decir, tiene la capacidad de retornar a condiciones previas al presentar un equilibrio dinámico.

En el transcurso del MIS 6 y 5, la vegetación pasa de mostrar gran riqueza de herbáceas a ser menos diversa. En el MIS 5b las comunidades vegetales comienzan a estar dominadas por *Pinus* alcanzando una configuración en la que varían ligeramente algunos *taxa*. Esta variación coincide tanto con la disminución global de la temperatura, como con la reducción de la estacionalidad en esta latitud.

La estructura de la red bipartita entre *taxa* sigue una distribución libre de escala, apuntando a que hay pocos elementos de la vegetación persistentes en el tiempo, mientras que la gran mayoría son intermitentes. Este resultado no sólo es importante para la teoría de redes, sino también para plantear estrategias de conservación basadas en el registro palinológico de hace  $\sim 150\text{ka}$ .

# Bibliografía

- Adolf, C., Tovar, C., Kühn, N., Behling, H., Berrío, J. C., Dominguez-Vázquez, G., Figueroa-Rangel, B., Gonzalez-Carranza, Z., Islebe, G. A., Hooghiemstra, H., Neff, H., Olvera-Vargas, M., Whitney, B., Wooller, M. J., and Willis, K. J. (2020). Identifying drivers of forest resilience in long-term records from the Neotropics. *Biology Letters*, 16(4):1–7.
- Alfaro-Reyna, T., Martínez-Vilalta, J., and Retana, J. (2019). Regeneration patterns in Mexican pine-oak forests. *Forest Ecosystems*, 6(1).
- Almeida-Lenero, L., Hooghiemstra, H., Cleef, A. M., and Van Geel, B. (2005). Holocene climatic and environmental change from pollen records of lakes Zempoala and Quila, central Mexican highlands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 136(1-2):63–92.
- Arce, J. L., Layer, P. W., Lassiter, J. C., Benowitz, J. A., Macías, J. L., and Ramírez-Espinosa, J. (2013).  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  dating, geochemistry, and isotopic analyses of the quaternary Chichinautzin volcanic field, south of Mexico City: Implications for timing, eruption rate, and distribution of volcanism. *Bulletin of Volcanology*, 75(12):1–25.
- Arce, J. L., Layer, P. W., Macías, J. L., Morales-Casique, E., García-Palomo, A., Jiménez-Domínguez, F. J., Benowitz, J., and Vásquez-Serrano, A. (2019). Geology and stratigraphy of the Mexico Basin (Mexico City), central Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Maps*, 15(2):320–332.
- Avendaño-Villeda, D. A., Caballero, M., Ortega-Guerrero, B., Lozano-García, S., and Brown, E. (2018). Condiciones ambientales a finales del Estadio Isotópico 6 (EI 6: > 130000 años) en el centro de México: Caracterización de una sección de sedimentos laminados proveniente del Lago de Chalco. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 35(2):168–178.
- Azpeitia, F. and Lara, C. (2006). Reproductive Biology and Pollination of the Parasitic Plant *Psittacanthus Calyculatus* (Iorantheaceae) in Central México Your use of this PDF , the BioOne Web site , and all posted and associated content Reproductive biology and pollination of the parasit. *Torrey Botanical Society*, 133(3):429–438.
- Barabási, A.-L. and Albert, R. (1999). Emergence of scaling in random networks. *Science*, 286(5439):509–512.

- Barabási, A.-L. and Pósfai, M. (2016). *Network science*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bassis, J. N., Petersen, S. V., and Mac Cathles, L. (2017). Heinrich events triggered by ocean forcing and modulated by isostatic adjustment. *Nature*, 542(7641):332–334.
- Batchelor, C. L., Margold, M., Krapp, M., Murton, D. K., Dalton, A. S., Gibbard, P. L., Stokes, C. R., Murton, J. B., and Manica, A. (2019). The configuration of Northern Hemisphere ice sheets through the Quaternary. *Nature Communications*, 10(1):1–10.
- Blondel, V. D., Guillaume, J. L., Lambiotte, R., and Lefebvre, E. (2008). Fast unfolding of communities in large networks. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2008(10).
- Bojanowski, M. (2015). *Intergraph: Coercion Routines for Network Data Objects*. R package version 2.0-2.
- Borcard, D., Gillet, F., and Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer New York, New York, NY.
- Boyle, J. F. (2001). Inorganic geochemical methods in paleolimnology. In Last, W. M. & Smol, J. P., editor, *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 2: Physical and Geochemical Methods.*, pages 83–141. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Brown, E. T., Caballero, M., Cabral Cano, E., Fawcett, P. J., Lozano-García, S., Ortega, B., Pérez, L., Schwalb, A., Smith, V., Steinman, B. A., Stockhecke, M., Valero-Garcés, B., Watt, S., Wattrus, N. J., Werne, J. P., Wonik, T., Myrbo, A. E., Noren, A. J., O’Grady, R., Schnurrenberger, D., Abarca, R. M., Beltrán, A. O., Caballero, C., Cappio, L., Cossio, R., Ferland, T., Hesse, K., Kallmeyer, J., Kumar, D., Leon, S. G., Martínez, I., Noriega, C. A., Preusser, F., Rawson, H., Soler, A. M., Sosa-Nájera, S., Villeda, D. A., and Zeeden, C. (2019). Scientific drilling of Lake Chalco, Basin of Mexico (MexiDrill). *Scientific Drilling*, 26:1–15.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Ortega-Guerrero, B., and Correa-Metrio, A. (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-Rodríguez, D., Correa-Metrio, A., Lozano-García, S., Sosa-Nájera, S., Ortega, B., Sanchez-Dzib, Y., Aguirre-Navarro, K., and Sandoval-Montaño, A. (2018). Late-Quaternary spatiotemporal dynamics of vegetation in Central Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 250:44–52.
- Correa-Metrio, A., Bush, M., Lozano-García, S., and Sosa-Nájera, S. (2013). Millennial-scale temperature change velocity in the continental northern neotropics. *PLoS ONE*, 8(12):1–11.

- Csardi, G. and Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*:1695.
- Dos Santos, D. A., Gabriela Cuezco, M., Celina Reynaga, M., and Domínguez, E. (2012). Towards a dynamic analysis of weighted networks in biogeography. *Systematic Biology*, 61(2):240–252.
- Ferrari, L., Orozco-Esquivel, T., Manea, V., and Manea, M. (2012). The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics*, 522-523:122–149.
- Foster, D. R. (1985). Vegetation Development Following Fire in *Picea Mariana* (Black Spruce)- Pleurozium Forests of South-Eastern Labrador, Canada. *Journal of Ecology*, 73(2):517.
- Gao, J., Barzel, B., and Barabási, A. L. (2016). Universal resilience patterns in complex networks. *Nature*, 530(7590):307–312.
- Gillespie, C. S. (2015). Fitting heavy tailed distributions: The powerLaw package. *Journal of Statistical Software*, 64(2):1–16.
- Glover, K. C., Chaney, A., Kirby, M. E., Patterson, W. P., and MacDonald, G. M. (2020). Southern California Vegetation, Wildfire, and Erosion Had Nonlinear Responses to Climatic Forcing During Marine Isotope Stages 5–2 (120–15 ka). *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 35(2):1–15.
- González-Esquivel, J. G., Cuevas-Reyes, P., González-Rodríguez, A., Ávila-Cabadilla, L. D., Álvarez-Añorve, M. Y., Fagundes, M., and Maldonado-López, Y. (2019). Functional attributes of two *Croton* species in different successional stages of tropical dry forest: effects on herbivory and fluctuating asymmetry patterns. *Tropical Ecology*, 60(2):238–251.
- González-Zamora, A., Vega, I. L., Villaseñor, J. L., and Ruiz-Jiménez, C. A. (2007). Distributional patterns and conservation of species of Asteraceae (asters etc.) endemic to eastern Mexico: A panbiogeographical approach. *Systematics and Biodiversity*, 5(2):135–144.
- Gugger, P. F., Gonzalez-Rodriguez, A., Rodriguez-Correa, H., Sugita, S., and Cavender-Bares, J. (2011). Southward Pleistocene migration of Douglas-fir into Mexico: Phylogeography, ecological niche modeling, and conservation of 'rear edge' populations. *New Phytologist*, 189(4):1185–1199.
- Handcock, M. S., Hunter, D. R., Butts, C. T., Goodreau, S. M., Krivitsky, P. N., and Morris, M. (2018). *ergm: Fit, Simulate and Diagnose Exponential-Family Models for Networks*. The Statnet Project. R package version 3.9.4.
- Jiménez-Moreno, G., Scott Anderson, R., and Fawcett, P. J. (2007). Orbital- and millennial-scale vegetation and climate changes of the past 225 ka from Bear Lake, Utah-Idaho (USA). *Quaternary Science Reviews*, 26(13-14):1713–1724.

- Johnsen, S., Clausen, H. B., Dansgaard, W., Gundestrup, N. S., Hammer, C. U., Andersen, U., Andersen, K. K., Hvidberg, C. S., Steffensen, P., White, J., Jouzel, J., and Fisher, D. (1997). core and the problem of possible Eemian climatic instability. *Journal of Geophysical Research*, 102(97):26,397 – 26,410.
- Konietschke, F., Placzek, M., Schaarschmidt, F., and Hothorn, L. A. (2015). nparcomp: An R software package for nonparametric multiple comparisons and simultaneous confidence intervals. *Journal of Statistical Software*, 64(9):1–17.
- Laskar, J., Robutel, P., Joutel, F., Gastineau, M., Correia, A. C., and Levrard, B. (2004). A long-term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *Astronomy and Astrophysics*, 428(1):261–285.
- Lozano-García, M. d. S. and Ortega-Guerrero, B. (1994). Palynological and magnetic susceptibility records of Lake Chalco, central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109(2-4):177–191.
- Lozano-García, M. D. S. and Ortega-Guerrero, B. (1998). Late quaternary environmental changes of the central part of the Basin of Mexico; correlation between Texcoco and Chalco basins. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99(2):77–93.
- Lozano-García, S., Sosa-Nájera, S., Sugiura, Y., and Caballero, M. (2005). 23,000 yr of vegetation history of the Upper Lerma, a tropical high-altitude basin in Central Mexico. *Quaternary Research*, 64(1):70–82.
- Lozano-García, S. and Vázquez-Selem, L. (2005). A high-elevation Holocene pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *Holocene*, 15(3):329–338.
- Luke, D. A. (2015). *A User's Guide to Network Analysis in R*.
- Macías, J. L., Arce, J. L., García-Tenorio, F., Layer, P. W., Rueda, H., Reyes-Agustin, G., López-Pizaña, F., and Avellán, D. (2012). Geology and geochronology of Tlaloc, Telapón, Iztaccíhuatl, and Popocatepetl volcanoes, Sierra Nevada, central Mexico. *GSA Field Guides*, 25(February 2016):163–193.
- Martínez-Abarca, L. R. (2019). Lago de Chalco: registro sedimentario y estratigráfico de sus etapas formativas. [Tesis de Maestría. Instituto de Geología. UNAM].
- Martínez-Abarca, L. R., Lozano-García, S., Ortega-Guerrero, B., Chávez-Lara, C. M., Torres-Rodríguez, E., Caballero, M., Brown, E. T., Sosa-Nájera, S., Acosta-Noriega, C., and Sandoval-Ibarra, V. (2021). Environmental changes during MIS6-3 in the Basin of Mexico: A record of fire, lake productivity history and vegetation. *Journal of South American Earth Sciences*, 109(December 2020).
- Martínez-Ramos, M., Gallego-Mahecha, M. d. M., Valverde, T., Vega, E., and Bongers, F. (2021). Demographic differentiation among pioneer tree species during secondary succession of a Neotropical rainforest. *Journal of Ecology*, 109(10):3572–3586.

- Mastretta-Yanes, A., Moreno-Letelier, A., Piñero, D., Jorgensen, T. H., and Emerson, B. C. (2015). Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, 42(9):1586–1600.
- Mesquita, R. C., Ickes, K., Ganade, G., and Bruce Williamson, G. (2001). Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 89(4):528–537.
- Milošević, D., Medeiros, A. S., Stojković Piperac, M., Cvijanović, D., Soininen, J., Milosavljević, A., and Predić, B. (2022). The application of Uniform Manifold Approximation and Projection (UMAP) for unconstrained ordination and classification of biological indicators in aquatic ecology. *Science of the Total Environment*, 815.
- Mueller, A. D., Islebe, G. A., Hillesheim, M. B., Grzesik, D. A., Anselmetti, F. S., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J. H., Hodell, D. A., and Venz, K. A. (2009). Climate drying and associated forest decline in the lowlands of northern Guatemala during the late Holocene. *Quaternary Research*, 71(2):133–141.
- Muscente, A. D., Bykova, N., Boag, T. H., Buatois, L. A., Mángano, M. G., Eleish, A., Prabhu, A., Pan, F., Meyer, M. B., Schiffbauer, J. D., Fox, P., Hazen, R. M., and Knoll, A. H. (2019). Ediacaran biozones identified with network analysis provide evidence for pulsed extinctions of early complex life. *Nature Communications*, 10(1):1–15.
- Muscente, A. D., Prabhu, A., Zhong, H., Eleish, A., Meyer, M. B., Fox, P., Hazen, R. M., and Knoll, A. H. (2018). Quantifying ecological impacts of mass extinctions with network analysis of fossil communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(20):5217–5222.
- Neuwirth, E. (2022). *RColorBrewer: ColorBrewer Palettes*. R package version 1.1-3.
- of PAGES, P. I. W. G. (2016). Reviews of Geophysics. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 69(37):849–849.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’Hara, R., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H. B. A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M. O., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M.-H., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C. J., and Weedon, J. (2022). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-2.
- Ortega-Guerrero, B., Avendaño, D., Caballero, M., Lozano-García, S., Brown, E. T., Rodríguez, A., García, B., Barceinas, H., Soler, A. M., and Albarrán, A. (2020). Climatic control on magnetic mineralogy during the late MIS 6 - Early MIS 3 in Lake Chalco, central Mexico. *Quaternary Science Reviews*, 230.

- Ortega-Guerrero, B., Caballero García, L., and Linares-López, C. (2018). Tephrostratigraphy of the late Quaternary record from Lake Chalco, central México. *Journal of South American Earth Sciences*, 81:122–140.
- Ortega Guerrero, B., Lozano García, M. S., Caballero, M., and Herrera Hernández, D. A. (2015). Historia de la evolución deposicional del lago de Chalco, México, desde el MIS 3. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 67(2):185–201.
- Ortega-Guerrero, B., Lozano-García, S., Herrera-Hernández, D., Caballero, M., Beramendi-Orosco, L., Bernal, J. P., Torres-Rodríguez, E., and Avendaño-Villeda, D. (2017). Lithostratigraphy and physical properties of lacustrine sediments of the last ca. 150 kyr from Chalco basin, central México. *Journal of South American Earth Sciences*, 79:507–524.
- Ortega-Rosas, C. I., Peñalba, M. C., and Guiot, J. (2008). Holocene altitudinal shifts in vegetation belts and environmental changes in the Sierra Madre Occidental, Northwestern Mexico, based on modern and fossil pollen data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 151(1-2):1–20.
- R Core Team (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raggi, M., Colosi, D., Flores, M., Anaya-Muñoz, V. H., García-Velázquez, L. M., and Torres-Miranda, A. (2019). An application of fuzzy logic to build ecological sympatry networks. *Ecological Informatics*, 53(June):100978.
- Rasmussen, S. O., Bigler, M., Blockley, S. P., Blunier, T., Buchardt, S. L., Clausen, H. B., Cvijanovic, I., Dahl-Jensen, D., Johnsen, S. J., Fischer, H., Gkinis, V., Guillevic, M., Hoek, W. Z., Lowe, J. J., Pedro, J. B., Popp, T., Seierstad, I. K., Steffensen, J. P., Svensson, A. M., Vallelonga, P., Vinther, B. M., Walker, M. J., Wheatley, J. J., and Winstrup, M. (2014). A stratigraphic framework for abrupt climatic changes during the Last Glacial period based on three synchronized Greenland ice-core records: Refining and extending the INTIMATE event stratigraphy. *Quaternary Science Reviews*, 106:14–28.
- Rzedowski, J. (2010). Principales comunidades vegetales. In Calderón de Rzedowski, G. and Rzedowski, J., editors, *Flora fanerogámica del Valle de México*, chapter Introducci, pages 32–38. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán, México.
- Salonen, J. S., Helmens, K. F., Brendryen, J., Kuosmanen, N., Väiliranta, M., Goring, S., Korpela, M., Kylander, M., Philip, A., Pliik, A., Renssen, H., and Luoto, M. (2018). Abrupt high-latitude climate events and decoupled seasonal trends during the Eemian. *Nature Communications*, 9(1).
- Schuster, R. and Oberhuber, W. (2013). Age-dependent climate-growth relationships and regeneration of *Picea abies* in a drought-prone mixed-coniferous forest in the Alps. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(7):609–618.

- Torres-Rodríguez, E., Lozano-García, S., Roy, P., Ortega, B., Beramendi-Orosco, L., Correa-Metrio, A., and Caballero, M. (2015). Last Glacial droughts and fire regimes in the central Mexican highlands. *Journal of Quaternary Science*, 30(1):88–99.
- Tzedakis, P. C., Raynaud, D., McManus, J. F., Berger, A., Brovkin, V., and Kiefer, T. (2009). Interglacial diversity. *Nature Geoscience*, 2(11):751–755.
- Watts, D. J. and Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of 'small world' networks. *Nature*, 393(4):440–442.
- Wei, T. and Simko, V. (2021). *R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix*. (Version 0.92).
- Whitlock, C. & Larsen, C. (2001). Charcoal as a fire proxy. In Smol, J. P., Birks, H. J. B. & L. W. M., editor, *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators.*, chapter Charcoal a, pages 75–97. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Williamson, C. E., Saros, J. E., Vincent, W. F., and Smol, J. P. (2009). Lakes and reservoirs as sentinels, integrators, and regulators of climate change. *Limnology and Oceanography*, 54(6 PART 2):2273–2282.
- Willis, K. J., Araújo, M. B., Bennett, K. D., Figueroa-Rangel, B., Froyd, C. A., and Myers, N. (2007). How can a knowledge of the past help to conserve the future? Biodiversity conservation and the relevance of long-term ecological studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478):175–187.
- Worrall, J. J., Rehfeldt, G. E., Hamann, A., Hogg, E. H., Marchetti, S. B., Michaelian, M., and Gray, L. K. (2013). Recent declines of *Populus tremuloides* in North America linked to climate. *Forest Ecology and Management*, 299:35–51.