



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

Posgrado en Ciencias de la Tierra

Instituto de Geología

Dinámica espacio-temporal de la vegetación durante el Cuaternario tardío en el centro de México

T E S I S

que para optar por el grado de

Doctora en Ciencias de la Tierra

presenta:

Blenda Dayenari Caballero Rodríguez

Tutor Principal:

Dr. Alexander Correa Metrio. Instituto de Geología

Miembros del Comité Tutor:

Dra. Socorro Lozano García Instituto de Geología

Dra. Margarita Caballero Miranda. Instituto de Geofísica

Ciudad de México, octubre de 2018



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.

AGRADECIMIENTOS

A mi tutor Alex, por todo el empeño y la dedicación que ha puesto en este proyecto, por su paciencia y sus enseñanzas que hicieron de mí una mejor estudiante, investigadora y persona en general. Toda mi admiración y todo mi cariño.

A los miembros del comité tutor, la Dra. Socorro Lozano y la Dra. Margarita Caballero, quienes me acompañaron a lo largo de este proceso, supervisando los avances y encausando el proyecto.

A los miembros del jurado: Dra. Isabel Israde Alcantara, Dr. José Luis Villaseñor Ríos, y especialmente al Dr. Jorge Meave, por sus oportunos comentarios y sus valiosas contribuciones que enriquecieron tanto esta tesis.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Programa de Posgrado en Ciencias de la Tierra por el apoyo institucional; al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado a través de las becas 256406 y 167621; así como al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por el apoyo económico otorgado a través de las becas IA101912, IV100215, IN109216 y IN107716.

A todo el equipo de trabajo Cecilia, Juan Felipe, Minerva, Yosahandy, Melbi, Esmeralda, Roberto, Gustavo, Melissa, Emmanueles y todos los demás; por su ayuda y buena compañía en el campo y en el laboratorio, y por sus enriquecedoras pláticas académicas y no tan académicas.

A toda mi familia por su apoyo constante e incondicional, a Lari y Audi, por tanto cariño. Al Aquelarre y a todos mis amigos por su apoyo, compañía y buen ánimo a pesar de las ocasionales ausencias.

Contenido

| | |
|---|----|
| RESUMEN..... | 1 |
| ABSTRACT | 3 |
| PREFACIO | 5 |
| CAPÍTULO I | |
| 1. EL CENTRO DE MÉXICO Y SU HISTORIA AMBIENTAL..... | 8 |
| 1.1 Características generales del centro de México..... | 10 |
| 1.2 Antecedentes paleoambientales..... | 14 |
| 1.3 El clima durante el Cuaternario en el centro de México..... | 18 |
| 1.4 Alcance de la investigación..... | 24 |
| 1.5 Objetivos..... | 26 |
| CAPÍTULO II | |
| 2. MÉTODOS CUANTITATIVOS PARA LA RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL..... | 27 |
| 2.1 Introducción..... | 28 |
| 2.2. Características generales de los métodos cuantitativos | 30 |
| 2.2.1 Análogos Modernos (MAT)..... | 33 |
| 2.2.2 Promedios Ponderados (WA) | 38 |
| 2.2.3 Promedios Ponderados - Mínimos Cuadrados Parciales (WA-PLS)..... | 42 |
| 2.2.4. Modelo de Regresión Ponderada Local (LOESS) y Arreglos Sintéticos (Sy-As) .. | 46 |
| 2.3 Aplicación de los métodos mediante R (software) | 51 |
| CAPÍTULO III | |
| 3. ASOCIACIONES VEGETALES DEL CENTRO DE MÉXICO A TRAVÉS DEL CUATERNARIO TARDÍO: ANÁLOGOS MODERNOS Y RECAMBIO COMPOSICIONAL..... | 53 |
| 3.1 Introduction | 57 |
| 3.2 Study area..... | 61 |
| 3.3 Methods..... | 63 |
| 3.4 Results..... | 66 |
| 3.5 Discussion | 72 |
| 3.5.1 Modern analogues and compositional turnover overtime | 74 |
| 3.5.2 The synthesis of modern forest ecosystems in central Mexico | 77 |

| | |
|--|-----|
| 3.6 Conclusions..... | 80 |
| CAPÍTULO IV | |
| 4. DINÁMICA ESPACIOTEMPORAL DE LA VEGETACIÓN DEL CUATERNARIO TARDÍO EN EL CENTRO DE MÉXICO | 82 |
| 4.1 Introduction..... | 85 |
| 4.2 Study area..... | 87 |
| 4.3 Methods..... | 89 |
| 4.3.1 Palynological data analysis..... | 89 |
| 4.3.2 Regional reconstructions..... | 91 |
| 4.3.3 Estimation of ecological turnover..... | 92 |
| 4.4 Results and Discussion..... | 93 |
| 4.4.1 DCA ordination | 93 |
| 4.4.2 Reconstructions of regional environments | 96 |
| 4.4.3 Local ecological turnover..... | 100 |
| 4.4.4 Ecological vs geographic distance | 103 |
| 4.5 Conclusions..... | 105 |
| CAPÍTULO V | |
| 5. PATRONES ESPACIALES DE CAMBIO EN LA VEGETACIÓN DEL CENTRO DE MÉXICO DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO | 107 |
| 5.1 Introducción..... | 109 |
| 5.2 Método | 114 |
| 5.2.1 Estimación del modelo espacial moderno..... | 116 |
| 5.2.2 Reconstrucción paleoambiental..... | 117 |
| 5.3 Resultados y discusión..... | 119 |
| 5.3.1 DCA y estructura ecológica..... | 119 |
| 5.3.2 Análisis espacial moderno..... | 122 |
| 5.3.3 Mapas paleoambientales..... | 131 |
| 5.4 Conclusiones..... | 136 |
| CAPÍTULO VI | |
| 6. DISCUSIÓN FINAL Y CONCLUSIONES | 138 |

| | |
|--|-----|
| REFERENCIAS | 143 |
| APÉNDICES | 154 |
| Apéndice A: Registros fósiles del centro de México incluidos en el análisis..... | 154 |
| Apéndice B: Registros polínicos modernos | 155 |
| Apéndice C: Fechas de radiocarbono originales y re-calibradas..... | 157 |
| Apéndice D: Modelos cronológicos con interpolación lineal | 160 |
| Apéndice E: Distribución de frecuencias de los puntajes del DCA..... | 162 |
| Apéndice F: Propiedades de los ejes del DCA | 163 |
| Apéndice G: Análogos modernos y recambio composicional anteriores a 30 ka | 164 |
| Apéndice H: Modelos cronológicos bayesianos (Bacon)..... | 165 |
| Apéndice I. Taxa polínicos registrados en las localidades modernas..... | 167 |
| Apéndice J. Variogramas de los modelos ajustados..... | 172 |
| Apéndice K: Puntajes modelados y vegetación posible para los últimos 23 ka..... | 173 |

RESUMEN

En el centro de México converge una serie de características geológicas, climáticas y biológicas que convierten a esta región en un laboratorio natural para estudiar la dinámica ecológica de la vegetación de los últimos miles de años. A través de los registros polínicos, tanto modernos como fósiles, extraídos de numerosas cuencas lacustres presentes en la región, fue posible observar los cambios en la vegetación a través del espacio y el tiempo. Los datos polínicos homogeneizados de al menos 17 secuencias sedimentarias y 40 registros modernos fueron ordenados mediante un análisis de correspondencia sin tendencia y examinados con diferentes enfoques para explorar los cambios en la estructura ecológica de los ensambles polínicos en función de: (i) la evolución de las asociaciones vegetales hasta convertirse en los ensambles modernos; (ii) el recambio ecológico durante los diferentes episodios climáticos a diferentes escalas espaciales y la relación entre distancias ecológica y geográfica entre ensambles; y (iii) el espacio geográfico y topográfico como factor determinante de la estructura ecológica.

Los resultados señalan al gradiente altitudinal (relacionado con un gradiente térmico) como el principal factor subyacente en la estructura ecológica de los ensambles polínicos. Se reconoció la existencia de los ensambles modernos desde hace aproximadamente dos mil años como producto de la presión antropogénica ejercida sobre el paisaje, cuyo efecto fue comparable similar a aquel inducido por el clima durante el

último periodo glacial. Por otro lado, se encontraron respuestas sincrónicas de la vegetación ante episodios climáticos de escala global como los Episodios Heinrich, el Último Máximo Glacial y el *Younger Dryas*. Los patrones de recambio composicional estuvieron fuertemente ligados a los efectos locales y se determinó un umbral de 50 km, por debajo del cual la similitud entre asociaciones supera el 50 %. Además, mediante el análisis geoespacial, se encontró una segregación de los tipos de vegetación potencial, que refleja un gradiente complejo de temperatura-humedad. Estos patrones espaciales, sin embargo, no fueron estables en el tiempo, sino que parecen ser producto del forzamiento antropogénico en la estructura de la comunidad vegetal de los últimos tres mil años, o bien, efecto de fenómenos climáticos de escala regional, producto de forzamientos externos.

Mediante la observación de la dinámica de recambio composicional a través del tiempo y el espacio, fue posible detectar dos pautas generales de estructura ecológica, independientes de los patrones locales, en el centro de México: en la primera, predomina el componente ambiental como agente de forzamiento, favoreciendo la ocurrencia de ciertos taxa, mientras limita el desarrollo de otros; en consecuencia, se observan respuestas sincrónicas en la vegetación a nivel regional. En la segunda pauta, en ausencia de forzamientos externos, las comunidades vegetales divergen en composición y abundancia sin presentar similitudes explicables por su proximidad geográfica, lo que sugiere una estructuración dirigida por las interacciones ecológicas, donde el ambiente ocupa un papel secundario. Se requieren análisis más específicos para determinar la existencia de umbrales que definan el cambio de una pauta ecológica a otra.

ABSTRACT

In central Mexico converge certain geological, climatic and biological characteristics, that turn this region into a natural laboratory for the study of vegetation ecological dynamics for the last thousands of years. Through modern and fossil palynological records, recovered from the numerous lacustrine basins across the area, it was possible to observe the vegetation turnover in time and space. Homogenized pollen records from at least 17 fossil sequences and 40 modern records were ordinated through a detrended correspondence analysis, and examined through different approaches to explore the changes of the ecological structure of the pollen assemblages in terms of: *i)* the evolution of the plant assemblages to become the modern patterns; *ii)* the ecological turnover during the different climatic episodes and the relationship between ecological and geographic distances; and *iii)* the role of geographic and topographic space as a driver of the ecological structure.

The results indicate an underlying altitudinal gradient (related to a thermic gradient) as the principal driver of the structure of pollen assemblages. The presence of the modern plant assemblages was recognizable since approximately two thousand years ago, as a product of the stress induced by human activities on the landscapes. The effect of this pressure was similar to that exerted by the climate during the glacial period. Further, synchronic responses were detected for the vegetation from different sub-regions to global climatic events such as Heinrich Episodes, the Last Glacial Maximum and the Younger Dryas.

Patterns of compositional turnover were found to be strongly driven by local effects, and a threshold of 50 km was established below which the ecological turnover remains below 50%. Moreover, through the geospatial analysis a segregation of vegetation types was found along the ordination scores, reflecting a complex temperature-precipitation gradient. These spatial patterns, however, were not constant through time, but it seems to be the product of the structuration of plant assemblages by the anthropogenic forcing during the last three thousand years or intense environmental forcing due to climatic events.

Through the observation of the compositional turnover dynamics across time and space, it was possible to perceive two main patterns of turnover, regardless of local dynamics, on the ecological structure of central Mexico: on the first the environmental component is the main driver of the structure of plant communities, by favoring some taxa while preventing the development of others. Consequently, generalized responses at the regional scale. On the second pattern, in the absence of external forcing factors, plant communities diverge on composition and abundance, without any recognizable spatial component, suggesting an ecological structure driven mostly by the biological interactions. Specific analyses are required to define if there is a threshold between these two ecological patterns.

PREFACIO

En las últimas décadas, el efecto acumulado de las actividades humanas ha rebasado un umbral que nos ha llevado a un inminente cambio a nivel global. Afortunadamente, el cambio en el medio físico ha sido acompañado por importantes avances en nuestra comprensión de los procesos naturales. Mientras que los cambios ambientales se traducen en inestabilidad general, los avances científicos y tecnológicos generan alternativas para hacer frente a esta transformación global con el fin de mitigar los efectos adversos para el planeta y para la humanidad. Mediante la observación, la medición y el monitoreo de los distintos componentes del sistema terrestre ha sido posible modelar y comprender, hasta cierto grado, los patrones biológicos y climáticos actuales. El desarrollo de sensores satelitales y herramientas informáticas cada vez más eficaces ha permitido extraer y procesar cantidades crecientes de datos que ahora cubren escalas globales. El siguiente reto es incorporar la dimensión temporal para observar un panorama más amplio de la dinámica natural de los ecosistemas y entender su marco de reacción en escalas de tiempo profundo.

Los estudios a nivel de comunidad en la escala milenaria permiten observar la respuesta biológica de un conjunto de especies a través de los diferentes estados que puede presentar un ecosistema, antes y durante la intervención del ser humano, mejorando nuestro conocimiento sobre su variabilidad, mecanismos de retroalimentación y umbrales de cambio. El propósito general de este estudio fue examinar los cambios en las comunidades vegetales del centro de México con diferentes enfoques, tomando en cuenta

la heterogeneidad de las condiciones fisiográficas modernas y la variabilidad climática de las últimas decenas de miles de años. El proyecto se conformó en diferentes etapas, cada una de las cuales se materializó en un capítulo de esta tesis. El primer capítulo de este escrito contiene una síntesis de la información ambiental del centro de México, así como una breve historia del Cuaternario, contada a partir de los diferentes estudios paleoambientales realizados en la región. En el Capítulo II se presenta una recopilación de algunos de los métodos cuantitativos de reconstrucción paleoambiental más populares hasta el momento; se incluye una descripción de las diferentes técnicas, así como sus debilidades. En las secciones posteriores se aborda el recambio ecológico desde distintas perspectivas. El Capítulo III examina el cambio sucesivo de las asociaciones palinológicas y su evolución hasta convertirse en aquellas propias del paisaje moderno; así mismo, se reconoce un patrón altitudinal subyacente en la estructura de los datos que se utiliza para regionalizar los resultados. El Capítulo IV retoma el patrón altitudinal detectado y examina la dinámica de cambio ecológico a escalas local y regional; además explora el componente espacial que se expresa en las comunidades polínicas. En el Capítulo V se explora formalmente la estructura espacial de los datos y se integran los parámetros topográficos para desarrollar modelos geoespaciales de cambio ecológico en el tiempo. Por último, en el Capítulo VI se sintetizan los resultados obtenidos y se hace una consideración final sobre las implicaciones y repercusiones de los diferentes enfoques expuestos en términos de la dinámica paleoecológica regional.

Algunos de los capítulos han sido publicados en revistas internacionales y al incluirlos en esta tesis he decidido dejarlos en inglés, que es el idioma en el que se publicaron, y por lo cual ofrezco disculpas por adelantado. Así mismo, me disculpo por la gran cantidad de anglicismos presentes en los fragmentos que sí están redactados en español (especialmente en las abreviaciones), los cuales se han adoptado para conservar la continuidad en las figuras y el texto de las diferentes secciones.

CAPÍTULO I

1. EL CENTRO DE MÉXICO Y SU HISTORIA AMBIENTAL

Se estima que en la actualidad, entre 30 y 50 % de la superficie global emergida es explotada para satisfacer las necesidades de la población humana (Crutzen, 2002). El centro de México no es la excepción, pues gran cantidad del territorio se encuentra intervenido en algún grado por las actividades humanas (Sanderson *et al.*, 2002). En consecuencia, el estudio de los ecosistemas modernos lleva implícito un elemento antropogénico cuyo efecto es difícil de diferenciar de la variabilidad natural de los ecosistemas. Por esta razón, es necesario examinar las dinámicas ecológicas en escalas temporales que abarquen periodos anteriores a la ocupación humana, para determinar un estado base o, por lo menos, un estado del sistema sin intervención intensiva para comprender mejor tanto las dinámicas naturales como la magnitud del cambio inducido por la humanidad.

El principio subyacente a todos los estudios paleoambientales es el Actualismo, el cual indica que es necesario comprender las interacciones actuales para poder descifrar las

señales que se reflejan en el registro fósil. De esta forma el registro fósil se interpreta a través de lo que conocemos de las relaciones biológicas del presente, mientras que la ecología moderna se enriquece al extenderse el envoltorio de la variabilidad natural expresado en las asociaciones biológicas del pasado (Oldfield y Alverson, 2003). El estudio de los paleoambientes también es útil para inferir posibles escenarios en el futuro. Dado que en la actualidad la Tierra se encuentra en uno de los múltiples estados posibles, es de esperarse que en el pasado se hayan presentado condiciones distintas de las observadas hoy en día (Williams y Jackson, 2007). Al proveer información sobre asociaciones biológicas funcionales bajo condiciones ambientales distintas a las modernas, los estudios paleoecológicos expanden el envoltorio de condiciones ambientales con registro biológico, ampliando el repertorio de posibilidades que se podrían presentarse en el futuro. Además, los estudios paleoambientales también proveen evidencia que permite probar el funcionamiento de los modelos climáticos y ecológicos.

El centro de México reúne características excepcionales para la realización de estudios paleoambientales. Su topografía escarpada permite la formación de numerosos cuerpos de agua propicios para el depósito y conservación de archivos sedimentarios, algunos registros se remontan hasta decenas de miles de años en la antigüedad. A través de estos registros se sabe que en el territorio se han desarrollado ecosistemas tan diversos como dinámicos como consecuencia de largos e intrincados procesos naturales y antropogénicos.

1.1 Características generales del centro de México

La región comprendida en este estudio abarca el territorio emergido entre los 15° y 22° N y desde 94° a 106° O, e incluye total o parcialmente un total de 16 entidades federativas. Sus límites naturales los conforman dos grandes masas marinas que son su principal fuente de humedad: el Golfo de México en el este y el Océano Pacífico al oeste y sur. Su accidentada topografía está marcada por la existencia de diversas cordilleras donde las montañas más altas superan los 4500 metros de elevación (Fig. 1.1); entre éstas se encuentran el Pico de Orizaba (5610 m s. n. m.), Popocatepetl (5500 m s. n. m.), Iztaccíhuatl (5220 m s. n. m.) y el Nevado de Toluca (4680 m s. n. m.). En términos geológicos, el centro de México forma parte de la Placa Norteamericana, la cual se encuentra en contacto y constante interacción con las placas del Caribe, de Cocos y del Pacífico (Fig. 1.1). La intensa actividad tectónica, producida especialmente durante el Cenozoico, es responsable de la formación de los principales rasgos orogénicos: la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Trans-Mexicana (FVTM) (Ferrari *et al.*, 2012), siendo esta última la de mayor importancia en la región, ya que atraviesa transversalmente el territorio, con ~160 000 km² de extensión (Ferrari *et al.*, 2012; Fig. 1.1). El basamento de la región es muy heterogéneo, mientras que las zonas montañosas presentan gran proporción de rocas de origen volcánico cuaternario, la costa del Pacífico presenta rocas sedimentarias de origen marino de formación probablemente jurásica. Incluso existen yacimientos sedimentarios paleozoicos

y regiones con predominancia de rocas metamórficas que datan del Paleozoico en algunas regiones del sur (Ortega-Gutierrez *et al.*, 1992).

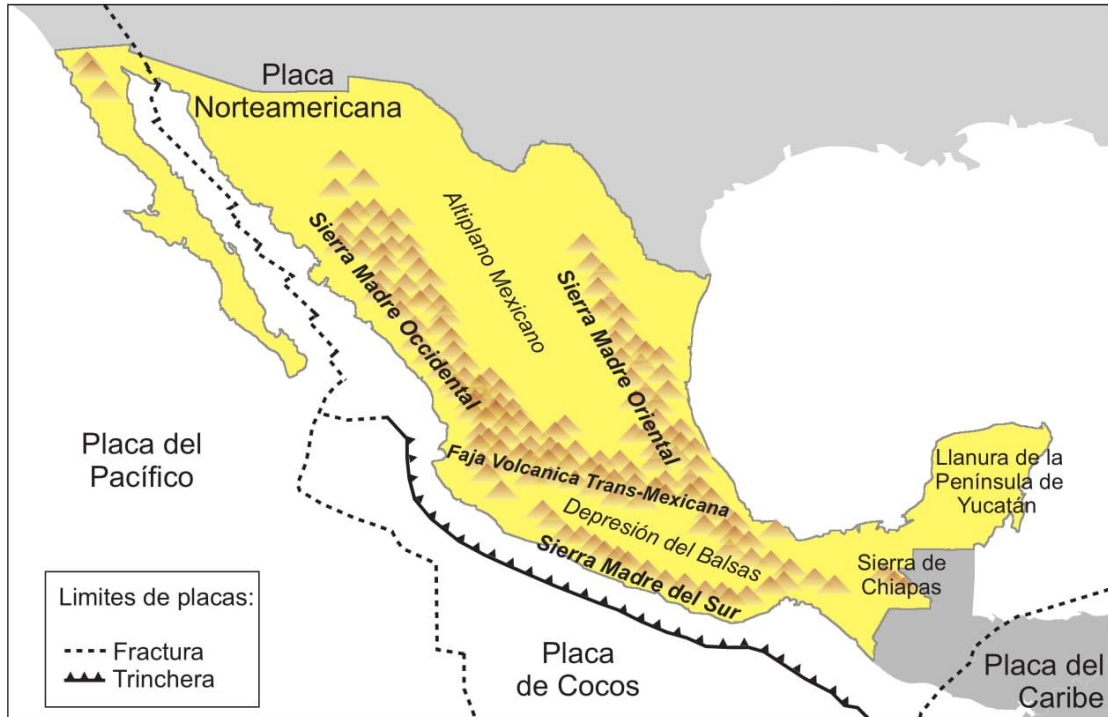


Fig. 1.1 Contexto tectónico y orografía general de México

El clima también es variable debido en parte al efecto del terreno que produce un amplio gradiente altitudinal; por un lado la temperatura media anual varía entre 2.6 °C y 29.5 °C, mientras que la precipitación total anual varía entre 260 y 4816 mm (Hijmans *et al.*, 2005). De hecho, se pueden encontrar casi todos los grandes climas de la clasificación de

Köppen dentro de esta región. Esto se debe a que la topografía es capaz de modular el flujo de energía y humedad y redistribuirlas sobre el territorio. Por un lado, la elevación induce una disminución en la temperatura de ~ 4.8 °C por cada kilómetro de ascenso en el terreno (calculado a partir de Hijmans *et al.*, 2005). Esto representa una diferencia en temperatura de más 20 °C solamente debido al cambio en la elevación entre las cimas de las montañas más altas y su base, que puede presentarse en distancias geográficas menores a 50 km. Por otro lado, el patrón de precipitación está fuertemente ligado al movimiento de la Zona de Convergencia Inter-Tropical (ITCZ). Esta banda circunglobal de baja presión atmosférica varía en un esquema estacional, acarreando humedad desde los océanos y precipitándola sobre el continente durante el verano. (Mosiño-Alemán y García, 1974; Koutavas y Lynch-Stieglitz, 2005). Durante el invierno, también se presentan algunas lluvias asociadas a frentes fríos provenientes del norte (Mosiño-Alemán y García, 1974). Este patrón se ve obstaculizado en algunas regiones por la sombra orográfica, generando zonas desérticas en el interior continental que contrastan con las pendientes costeras más húmedas (Rzedowski, 1978; Hijmans *et al.*, 2005). Además de la variabilidad estacional, el patrón meteorológico también es afectado por fenómenos interanuales como El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, siglas en inglés), fenómeno que se presenta en ciclos irregulares de 2-7 años. En su fase cálida, ENSO se caracteriza por un calentamiento anómalo en el Pacífico oriental ecuatorial que alcanza las costas americanas, cambiando los patrones de precipitación con efectos que pueden durar entre 12 y 18 meses (Magaña *et al.*, 2003). Otro fenómeno que aporta variabilidad climática en el centro de México en escala de decenas de años es la

Oscilación Decadal del Pacífico (PDO). En su fase positiva la PDO se presenta como un calentamiento de la costa oriental del Océano Pacífico norte que acarrea mayor cantidad de lluvias a Centro y Norte América. En su fase negativa se observan condiciones opuestas y el cambio entre fases ocurre en periodos de 15-25 y 50-70 años (Mantua y Hare, 2002).

En cuanto a su historia biológica, la flora del centro de México presenta un patrón complejo debido a la mezcla de dos grandes grupos biológicos con historias evolutivas distintas. Por un lado, la vegetación Neártica que se desarrolló en Norteamérica, está representada en el centro de México por taxa principalmente adaptados a climas templados y desérticos, con algunos componentes tropicales; mientras que muchos de los representantes actuales adaptados a ambientes cálido-húmedos tienen su origen en la flora Neotropical (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005; Pérez-García *et al.*, 2012; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). Además, de las implicaciones ecológicas que significó la mezcla de dos reinos biológicos, las comunidades atravesaron un largo periodo de alta variabilidad climática: el Cuaternario, en el cual el clima ha oscilado repetidamente entre estados glaciares e interglaciares, acompañados por cambios en la temperatura, estimados en hasta 8 °C en las zonas más elevadas de esta región (Caballero *et al.*, 2010). Este régimen climático generó la expansión y reducción repetitiva de hábitats, añadiendo complejidad a los patrones de dispersión y colonización de las especies, hasta conformar los ensambles tan complejos que observamos en la actualidad.

1.2 Antecedentes paleoambientales

Desde principios del siglo XX, los estudios palinológicos han sido una de las herramientas más completas y sensibles para la reconstrucción de paleoambientes por su capacidad de registrar cambios en la vegetación, mediante variaciones en la composición y estructura de sus ensambles (Birks y Birks, 2016). En el centro de México, los registros paleoambientales se concentran principalmente en dos áreas que destacan por la gran cantidad de cuerpos de agua superficiales que presentan, estas son: la parte norte de Michoacán y el Valle de México. El norte de Michoacán es una zona elevada asociada a la formación de la FVTM, fuertemente afectada por la actividad volcánica. Presenta un clima principalmente templado subhúmedo (INEGI, 2018; Hijmans *et al.*, 2005) y la vegetación que predomina es el bosque templado con gran proporción de pinos y encinos (Rzedowski, 1978). El primer estudio paleoambiental registrado para el centro de México se llevó a cabo en esta zona, en el lago de Pátzcuaro, Michoacán, donde Deevey (1944) analizó el contenido palinológico de una secuencia de 6.2 m de sedimentos. Desafortunadamente, la falta de experiencia durante el muestreo dificultó la correcta interpretación de los datos. Fue hasta algunas décadas más tarde cuando Watts y Bradbury (1982) volvieron a muestrear el lago y documentaron la historia florística de los últimos ~44 mil años (ka en lo posterior) en esta cuenca. De acuerdo con sus resultados, de 44 a 11 ka, se caracterizó por una vegetación relativamente homogénea característica de Bosque de pino y encino. Posteriormente, en el Holoceno Medio la asociación polínica cambió para dar lugar a taxa herbáceos,

probablemente reflejo de la huella antrópica temprana. En 3.5 ka la aparición de *Zea mays*, junto con indicadores de eutrofización del lago, señalaron el comienzo de actividades agrícolas en la región. Otros registros de escala milenaria en norte de Michoacán muestran historias similares, este es el caso de los lagos Zirahuén (Lozano-García *et al.*, 2013; Torres-Rodríguez *et al.*, 2012), Zacapu (Correa-Metrio *et al.*, 2012b), Cuitzeo (Israde Alcántara *et al.*, 2010) y Tacámbaro (Sanchez-Dzib, 2011), que muestran cambios notables en la transición Pleistoceno-Holoceno y disturbios en las épocas más recientes atribuibles a las actividades humanas. Muy cerca, unos kilómetros al norte, los registros de los lagos cráter Hoya Rincón de Parangueo y Hoya San Nicolás, ambos en el Estado de Guanajuato (Park *et al.*, 2010), relatan la historia del Holoceno en dicha región, con cambios en la vegetación relacionados principalmente al régimen de precipitación en la primera mitad del Holoceno y con actividades agrícolas en la porción más reciente del registro.

Por otro lado, el Valle de México es una cuenca cerrada situada en la FVTM a más de 2000 m s. n. m. Aunque se localiza en la región subtropical, el clima de la región está de alguna forma atemperado por la elevación, por lo que se presentan climas de tipo templado subhúmedo con algunas porciones de clima semiárido en el noreste (Jáuregui-Ostos, 2000). Sears (1952) realizó los primeros estudios sobre el contenido palinológico en esta cuenca, donde detectó periodos alternados de sequía y aumentos en la humedad, inferidos a partir de la proporción de polen de pino y encino, respectivamente. Además, dicho autor detectó periodos de ocupación humana marcados por la existencia de polen de maíz, asociado con asentamientos de culturas prehispánicas. A partir de la década de 1990 el registro

paleoambiental se extendió considerablemente cuando se comenzaron a muestrear distintos lagos dentro del Valle de México, entre los cuales se encuentran Chalco (Lozano-García *et al.*, 1993; Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1994; Correa-Metrio *et al.*, 2013a), Texcoco (Sandoval-Montaño, 2000; Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998) y Chignahuapan, en la cuenca del río Lerma (Lozano-García *et al.*, 2005), además de un paleolago (El Marrano) en la pendiente interior del volcán Iztaccíhuatl (Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005).

Otros registros paleoambientales dentro de la zona considerada en esta tesis, son aquellos realizados en la llanura costera del Golfo de México, en el Lago de Catemaco y en la Laguna Pompal, por parte de Byrne y Horn (1989) y Goman and Byrne (1998), respectivamente. Ambos cuerpos de agua se localizan en la región tropical de la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz. La vegetación corresponde a un bosque tropical perennifolio, actualmente muy perturbado, con una composición muy diversa que se estratifica de acuerdo a la elevación (Goman y Byrne, 1998). Estos estudios paleoambientales de esta región registraron dos periodos de actividad agrícola, seguidos de una recuperación del bosque, en la segunda mitad del Holoceno. También en el estado de Veracruz, pero situado a más de 3700 m s. n. m., se realizó un estudio paleoambiental en un paleolago en la montaña Cofre de Perote; aunque la mayor parte del estado presenta un clima tropical, esta localidad presenta un clima templado semiseco por el efecto de la elevación (INEGI, 2018; Hijmans *et al.*, 2005). En este registro se reporta un importante cambio en la estructura del paisaje, de zacatonal alpino a bosque templado (Aguirre-Navarro, 2013).

En términos generales, todos estos trabajos han documentado cambios en las asociaciones vegetales que han resultado principalmente de eventos climáticos de escala global, como los eventos Heinrich (HSs), la deglaciación y el Younger Dryas (YD); de escala regional como la Oscilación Austral El Niño (ENSO, siglas en inglés); y en muchos casos cambios forzados por las actividades humanas. Otros estudios de menor escala temporal también han documentado algunos eventos ligados a la actividad solar, como la sequía maya (Sosa-Nájera *et al.*, 2010), la Pequeña Edad de Hielo (Lozano-García *et al.*, 2007), y sobre todo el efecto antropogénico (Conserva y Byrne, 2002). Cada estudio ha hecho contribuciones considerables a nuestro conocimiento sobre el clima y la respuesta de la vegetación cuaternaria en diferentes localidades; incluso algunos trabajos han combinado diferentes indicadores y han encontrado conexiones a nivel regional (Metcalf y Davies, 2007; Caballero *et al.*, 2010; Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998). Sin embargo, aún existe la necesidad de examinar con cuidado los datos recolectados mediante una metodología común, que nos permita analizar de manera integral la gran cantidad de información recopilada para la región. En este sentido, un análisis conjunto de los datos palinológicos disponibles, mediante métodos estadísticos, nos permite hacer una revisión sistemática de los estudios realizados, con el propósito de obtener resultados comparables dentro de un marco de referencia común.

1.3 El clima durante el Cuaternario en el centro de México

El Cuaternario comprende el periodo geológico más reciente, con una duración aproximada de 2.6 millones de años (Cohen *et al.*, 2017). También se le conoce como “la Edad de Hielo” por sus oscilaciones cíclicas entre periodos glaciares e interglaciares (G-I). El origen de esta variación se encuentra en la configuración orbital del planeta, que cambia su excentricidad en periodos aproximados de 100 y 400 mil años. Además, la orientación de la Tierra con respecto a la eclíptica también varía en ciclos más cortos; estos son los ciclos de precesión y oblicuidad, en los cuales cambia la dirección y la inclinación del eje rotacional en periodos de 23 mil y 41 mil años, respectivamente (Gornitz, 2007). Como resultado de estos fenómenos geoespaciales, la cantidad y la distribución de la energía solar que recibe la superficie terrestre cambia estacional y latitudinalmente. Durante los últimos ~800 ka la señal climática predominante ha sido de glaciaciones de aproximadamente 100 ka de duración, interrumpidas por interglaciares cortos de 10 a 15 ka de duración (Andersen *et al.*, 2006). En términos generales, los periodos glaciares se han asociado con grandes casquetes polares que se extienden ampliamente sobre los continentes (especialmente en el hemisferio norte), un nivel del mar por debajo de su posición actual y bajas concentraciones de CO₂. En contraste, los periodos interglaciares (como el actual), se asocian con casquetes polares continentales reducidos, mayor elevación del nivel del mar y altas concentraciones de CO₂ en la atmósfera, similares a la de la época preindustrial (Petit *et al.*, 1999; Tarasov y Peltier, 2005; Cronin, 1999). Debido a la formación de casquetes de hielo en latitudes altas,

el efecto de los ciclos G-I es más evidente en estas regiones. No obstante, en las zonas tropicales su efecto se puede manifestar a través de cambios en la temperatura (especialmente en las regiones altas) y sobre todo, en los patrones de precipitación (Bradley, 2015). En el centro de México, el único registro con suficiente alcance estratigráfico para cubrir uno de estos ciclos proviene del lago de Chalco (Ortega-Guerrero *et al.*, 2017), el cual contiene información sobre los últimos 150 ka en el Valle de México. A través de este registro se pudo inferir la predominancia de ambientes fríos y secos durante el periodo glacial con un aumento en el nivel del lago, probablemente debido al derretimiento de los glaciares de montaña cercanos al inicio del Holoceno. En cuanto a la respuesta de la vegetación, solamente existe un registro de los últimos 30 ka en la misma localidad, en el cual se detectaron cambios importantes en la estructura ecológica de la comunidad al inicio del Holoceno (Correa-Metrio *et al.*, 2013a).

Además de los ciclos G-I, se tiene registro de otro tipo de eventos climáticos que ocurrieron de forma abrupta y han afectaron el clima en el Pleistoceno, dejando huella en las comunidades biológicas de distintas partes del mundo. Por un lado, los eventos Dansgaard-Oeschger (D/O), calentamientos abruptos (5 -10 °C, en cuestión de décadas) seguidos de enfriamientos graduales con una duración que varía entre 2 y 7 ka (Dansgaard *et al.*, 1993; Rahmstorf, 2002), ocurrieron repetidamente durante el último periodo glacial. En nuestra zona de interés, estos eventos podrían ser los responsables de los pulsos de agua dulce registrados en el lago de Cuitzeo (Israde Alcántara *et al.*, 2010). Por otro lado, también se tiene registro de enfriamientos abruptos conocidos como eventos Heinrich (HEs),

observados originalmente en los sedimentos del Atlántico norte y registrados principalmente en el Hemisferio Norte (Harrison y Sanchez Goñi, 2010; Sánchez-Goñi y Harrison, 2010), los cuales se manifiestan en nuestra zona de interés en los registros con suficiente alcance estratigráfico como el de la cuenca de Zacapu (Correa-Metrio *et al.*, 2012b), donde se detectaron cambios en las asociaciones polínicas durante estos eventos asociados a condiciones secas. Otro registro cercano donde se han documentado los HEs es el del Lago Peten-Itzá, Guatemala, donde tasas altas de cambio ecológico y algunas asociaciones vegetales sin análogo moderno fueron asociadas con estos episodios, presentando efectos aún mayores que aquellos documentados para el periodo glacial (Correa-Metrio *et al.*, 2012a).

Previo al final del Pleistoceno se reconoce un evento predominantemente frío conocido como el Último Máximo Glaciar (LGM, siglas en inglés), considerando el periodo más frío antes de la deglaciación (Mix *et al.*, 2001). Se considera un evento asincrónico ya que el máximo enfriamiento varía dependiendo de la región y el indicador que se esté utilizando; no obstante, se considera que ocurrió entre 18 y 22 ka antes del presente (Caballero *et al.*, 2010). En el centro de México, el LGM tuvo diferentes consecuencias sobre el ambiente, en regiones altas se ha reportado un descenso del límite arbóreo de entre 1000 y 1500 m con respecto al actual (Caballero *et al.*, 2010) y condiciones relativamente secas asociadas a niveles lacustres bajos (Caballero *et al.*, 1999; Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005). Lo mismo ocurrió en zonas bajas como la Península de Yucatán, donde se registraron condiciones relativamente áridas en este periodo (Correa-Metrio *et al.*, 2012a), en

congruencia con una reducción en los niveles de precipitación de dada la posición más austral de la ITCZ (Hodell *et al.*, 2008; Koutavas y Lynch-Stieglitz, 2005). En contraste, para otras cuencas de elevaciones medias del centro de México se han reportado aumentos en los niveles lacustres (Metcalf *et al.*, 2000; Metcalf *et al.*, 2007; Bradbury, 1997), aunque esto posiblemente sea producto de una disminución en los niveles de evaporación.

El último ciclo G-I comenzó hace aproximadamente 115 ka, con una glaciación que duró cerca de 110 ka y culminó hace cerca de 10.7 ka con el presente interglaciar, denominado Holoceno (Cohen *et al.*, 2017). La terminación del último periodo glaciario, que ocurrió entre 18 y 10 ka es uno de los sucesos climáticos mejor documentados en los registros paleoambientales de escala milenaria. A nivel global, la transición Pleistoceno-Holoceno representó un aumento en la temperatura general, que estuvo acompañada por una activación de la circulación atmosférica, generando un aumento en la precipitación en las zonas tropicales. Se ha calculado que en el centro de México, el aumento de temperatura fue entre 6 y 8°C con respecto al LGM (Caballero *et al.*, 2010). Como consecuencia, se expandieron gradualmente los ecosistemas forestales, especialmente en las zonas elevadas donde el límite arbóreo subió hasta su posición actual, alrededor de 4000 msnm (Caballero *et al.*, 2010). Durante la deglaciación se reconocen dos episodios climáticos abruptos importantes: el Bolling-Allerod (B/A), un calentamiento abrupto que ocurrió aproximadamente de 14.7 a 12.7 ka, seguido por el episodio frío conocido como Younger Dryas (YD), también reconocido por algunos autores como el último de los eventos Heinrich, una aparente regresión a condiciones frías cuyo momento más intenso se registró alrededor

de 12.9 ka (Hughen *et al.*, 2004; Cronin, 1999; Sánchez-Goñi y Harrison, 2010). Ambos episodios tuvieron su origen en el Atlántico norte, con cambios en la circulación termohalina que tuvieron efectos a nivel hemisférico. En la señal polínica del centro de México, el YD se manifiesta como un pulso de expansión de los bosques templados en las zonas más elevadas (Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005; Lozano-García *et al.*, 2005), mientras que en las tierras cálidas de la costa del Pacífico, se expresa como un incremento de taxa herbáceos como Poaceae, *Ambrosia* y *Polygonium*, los cuales reflejan estados de menor precipitación (Correa-Metrio *et al.*, 2012b).

Los estudios de alta resolución han demostrado en las décadas más recientes que el Holoceno, tradicionalmente considerado un periodo climáticamente estable con respecto al Pleistoceno, también presenta una variabilidad considerable con la suficiente magnitud para inducir cambios ambientales importantes (Mackay *et al.*, 2003). Entre los episodios climáticos más sobresalientes del Holoceno podemos mencionar el Óptimo Climático del Holoceno, también llamado Hypsitermal o Altitermal, el cual abarca el periodo entre 9 y 5 ka antes del Presente (AP) y se caracteriza por presentar elevaciones de temperatura de hasta 4 °C en los polos (Cronin, 1999). En el centro de México la vegetación responde a este episodio con una señal generalizada de ambientes más cálidos, con cierta variabilidad (Lozano-García *et al.*, 1993; Lozano-García *et al.*, 2013; Correa-Metrio *et al.*, 2012b; Lozano-García *et al.*, 2005; Park *et al.*, 2010). En una escala temporal más fina se reconocen algunas oscilaciones cuasi periódicas, así como anomalías climáticas específicas, cuyo origen se considera en los cambios en la actividad solar, así como cambios en los flujos de energía,

modulados por procesos regionales. Los Ciclos Bond, por ejemplo, se relacionan con enfriamientos abruptos, de alguna forma análogos a los HEs, pero de menor escala (2 °C en la superficie del océano; Bond *et al.*, 1997). En nuestra el centro de México, estos eventos se manifiestan como intervalos secos (Metcalf *et al.*, 2007).

Para el periodo más reciente, se ha empezado a acuñar el término Antropoceno para indicar la época en la cual la actividad humana ha sido tan intensa que ha cambiado los patrones climáticos, sedimentológicos y ambientales (Waters *et al.*, 2016). Aunque aún no es un periodo oficialmente reconocido en la tabla geológica, el efecto intensivo y extensivo de la actividad humana es evidente en el clima (IPCC, 2013), en los procesos ambientales y, por supuesto, en los sedimentos (Zalasiewicz *et al.*, 2014; Crutzen, 2002). En nuestra región de interés, el impacto humano está ampliamente documentado; aunque su señal no es sincrónica en toda la región, su efecto se expresa como una expansión de la vegetación abierta y un aumento en la representación de taxa como *Zea*, *Ambrosia*, *Asteraceae* y *Amaranthaceae* (Marchant *et al.*, 2002).

1.4 Alcance de la investigación

Conocer los procesos ecológicos y climáticos del centro de México en una escala milenaria, nos permite no solo reconstruir su historia ambiental, sino también entender la naturaleza de la respuesta de diferentes ensamblajes biológicos a los cambios producidos en su entorno. En México se han llevado a cabo numerosos estudios mediante el registro polínico, los cuales se han enfocado principalmente en documentar los cambios de la vegetación en respuesta a distintos fenómenos climáticos y forzamientos antropogénicos. Sin embargo, la metodología con la que se han examinado e interpretado los datos en cada estudio varía de acuerdo con las capacidades tecnológicas y el desarrollo de distintas técnicas de análisis en cada momento. Por esta razón, el potencial comparativo de los registros paleoambientales es limitado y las conclusiones difícilmente son aplicables fuera de la cuenca donde fueron producidos. En consecuencia, se hace evidente la necesidad de una metodología capaz de integrar la gran cantidad de información disponible desde su forma más básica, sin perder de vista el contexto particular de cada registro. En el presente estudio se recopilan distintos registros palinológicos del centro de México con información que se remonta al Cuaternario tardío, junto con una colección de registros polínicos modernos, y se les analiza en un marco común, con un enfoque multidimensional que permite evaluar la señal ambiental reflejada en la estructura de las comunidades polínicas. Para este fin, se aplicó una metodología multivariada, capaz de integrar técnicas numéricas conocidas en los campos de la ecología y la paleoclimatología, con un enfoque nuevo para la exploración, análisis e interpretación

de los datos. Mediante esta aproximación, se buscó generar un marco de referencia regional, a partir del cual fuera posible cuantificar la relación entre los ensambles polínicos y los atributos ambientales, tanto en el espacio como en el tiempo. De esta forma, se hizo factible no sólo reconstruir la historia ambiental en un punto determinado sino, además, inferir condiciones ambientales de lugares y momentos determinados mediante la extrapolación de resultados. Al integrar los datos de diferentes fuentes en su forma original, y analizarlos de manera conjunta, la expectativa era capturar la variabilidad de la estructura ecológica subyacente en los ensambles polínicos modernos para interpretar el contexto climático y ecológico que dio lugar a los ensambles fósiles.

1.5 Objetivos

Este proyecto se desarrolló con la intención de examinar la dinámica ecológica de las comunidades vegetales del centro de México a través del espacio (escala regional) y el tiempo (escala milenaria). Alcanzar esta meta requirió el planteamiento de tres diferentes etapas que obedecieron a los siguientes objetivos particulares:

I.- Evaluar la evolución de las asociaciones vegetales y determinar cuándo surgieron los ensamblajes modernos dentro del contexto del Cuaternario tardío.

II.- Explorar el recambio ecológico vegetal del Cuaternario tardío en términos de: a) su respuesta ante cambios climáticos; b) sus diferencias a distintas escalas espaciales; y c) su relación con el espacio geográfico.

III.- Establecer modelos espaciales de la vegetación del centro de México y aplicarlos en los registros paleoambientales del Cuaternario tardío para observar la dinámica ecológica espacio-temporal.

CAPÍTULO II

2. MÉTODOS CUANTITATIVOS PARA LA RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL

(Capítulo publicado)

PALEOBIOINDICADORES LACUSTRES NEOTROPICALES

Estadística

Capítulo 11: Métodos cuantitativos para la reconstrucción paleoambiental

Dayenari Caballero-Rodríguez, Posgrado en Ciencias de la Tierra, Universidad Nacional Autónoma de México, México, dayenarix@gmail.com

Alexander Correa-Metrio, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, acorrea@geologia.unam.mx

Libro: Paleobioindicadores lacustres neotropicales

Editores: Liseth Pérez, Julieta Massaferrero, Alexander Correa-Metrio

Editorial: Universidad Nacional Autónoma de México

2.1 Introducción

Desde la década de 1920 se han utilizado los fósiles como herramientas para reconstruir el pasado de la Tierra (von Post, 1924), y en principio se realizaron interpretaciones paleoambientales simples y de carácter relativo (por ejemplo: “más frío” o “más cálido”). Sin embargo, con el paso del tiempo, el enorme desarrollo tecnológico e informático ha permitido disponer de una gran cantidad de datos, tanto del ambiente moderno como de los registros geológicos. Gracias a esto, se han podido desarrollar diversas técnicas capaces de reconstruir cuantitativamente los parámetros ambientales del pasado con buena precisión (*ej.* Birks 2012). Este tipo de reconstrucciones se caracteriza por asignar valores a los parámetros reconstruidos por medio de métodos numéricos y/o estadísticos, en vez de categorizar los resultados en condiciones relativas con respecto al entorno moderno. El uso de análisis estadísticos también resalta características y tendencias que pueden pasar desapercibidas cuando los resultados se presentan en categorías discretas de carácter cualitativo. Así mismo, permite reconocer una señal ambiental entre el ruido generado por factores externos, o bien, debido a la variabilidad natural de los parámetros e indicadores bajo estudio (Birks y Gordon, 1985; Birks, 2003).

Dado que el uso de métodos cuantitativos requiere una evaluación y validación rigurosa, incrementa el nivel de objetividad de las interpretaciones y favorece la comparación de resultados a diferentes escalas espaciales y temporales. Así, el uso de herramientas numéricas reduce el carácter relativo de las reconstrucciones

paleoambientales y permite la comparación directa de registros paleoambientales, aun si éstos se derivan de diferentes indicadores (Birks, 1995; Birks, 2003). Uno de los trabajos pioneros en este campo fue una reconstrucción de temperatura y salinidad del Pleistoceno Tardío en el mar Caribe a partir de asociaciones de foraminíferos planctónicos (Imbrie y Kipp, 1971). A partir de entonces, el uso y demanda de estudios cuantitativos han aumentado, tanto para abastecer de información a los modelos climáticos, como para validarlos (Birks *et al.*, 2010).

En este capítulo se presentan conceptos básicos subyacentes al estudio paleoambiental cuantitativo, y se ofrece una descripción de los métodos más comunes, mismos que han producido resultados satisfactorios en la región neotropical. Además, se enfatiza en los supuestos que subyacen a cada método, así como sus ventajas y desventajas, todo con la finalidad de ayudar al lector en la elección del procedimiento adecuado para que se ajuste mejor a la naturaleza de sus datos. Finalmente, se recomiendan funciones dentro del programa R (R Core Team, 2017) para desarrollar de manera práctica cada uno de los métodos.

2.2. Características generales de los métodos cuantitativos

Al igual que los métodos tradicionales, las reconstrucciones cuantitativas se fundamentan en el principio del uniformitarismo, el cual indica que “*el presente es la clave del pasado*”. De esta forma, aunque en la reconstrucción paleoambiental existen diversos enfoques conceptuales y metodológicos, todos parten del conocimiento de la biología y ecología actual de los organismos, por esta razón, la metodología general siempre parte de la recolección de datos modernos sobre la relación entre los bioindicadores de interés y las variables ambientales que se desean reconstruir. Este primer paso es fundamental para calibrar el indicador por lo que muchos autores se refieren a esta base de datos como “conjunto de entrenamiento”. A partir de esta base de datos, se establece un modelo que relaciona al grupo biológico con las condiciones ambientales del lugar en el que se desarrolla, constituyendo de esta manera la herramienta clave para la interpretación del registro fósil. Esta última es conocida como *función de transferencia* y para su desempeño óptimo se requiere abarcar lo mejor posible el gradiente de variación del parámetro que nos interesa, así como contar con repeticiones que nos permitan captar la variabilidad y estimar la precisión de la relación entre el indicador y la variable ambiental. El ambiente de depósito también debe ser similar para evitar ruido potencial derivado de diferencias en los procesos tafonómicos (Imbrie y Webb, 1981; Birks *et al.*, 1990; Imbrie y Kipp, 1971; Birks, 2003).

Cada metodología observa al sistema desde diferentes enfoques y alimenta el modelo con diferentes tipos de información; no obstante, existe una serie de supuestos básicos implícitos en toda reconstrucción ambiental. Al incumplir alguno o varios de estos supuestos se incurre en una falta conceptual que conlleva a una reconstrucción espuria y sin valor comparativo (ter Braak *et al.*, 1993; Imbrie y Webb, 1981; Imbrie y Kipp, 1971; Birks, 2003). A continuación, se resumen y explican los supuestos en cuestión:

Los bioindicadores están sistemáticamente relacionados con el ambiente en el que viven. Es indispensable que las variables ambientales tengan un efecto, directo o indirecto, sobre el desarrollo ecológico y/o fisiológico del organismo, de esto depende la calidad del indicador. Cuanto mayor sea la respuesta del organismo al ambiente, mayor será la resolución del paleoindicador y mejor su desempeño como herramienta de reconstrucción.

Los grupos biológicos en la colección de muestras modernas son los mismos que en el registro fósil y su respuesta ecológica no ha cambiado en el periodo de tiempo que abarca la reconstrucción. En el caso de registros lacustres tropicales son inusuales las reconstrucciones cuantitativas anteriores al Cuaternario. Esto representa una ventaja sobre reconstrucciones más antiguas ya que la mayoría de los grupos biológicos del registro fósil están representados en la actualidad y se facilita su interpretación directa.

El modelo representa adecuadamente la respuesta biológica a la variable de interés. La eficiencia del modelo depende en gran medida de la cantidad y calidad de información que

lo alimenta, su poder predictivo debe ser suficiente para realizar reconstrucciones sin sesgos.

Otras variables ambientales distintas a la de interés tienen una influencia mínima o bien ya están contempladas en el modelo de entrenamiento. Ningún modelo es perfecto, siempre existe un error asociado; sin embargo, debemos asegurarnos de que este error no presente tendencias o patrones y sea considerablemente menor a la porción de variabilidad explicada por el modelo.

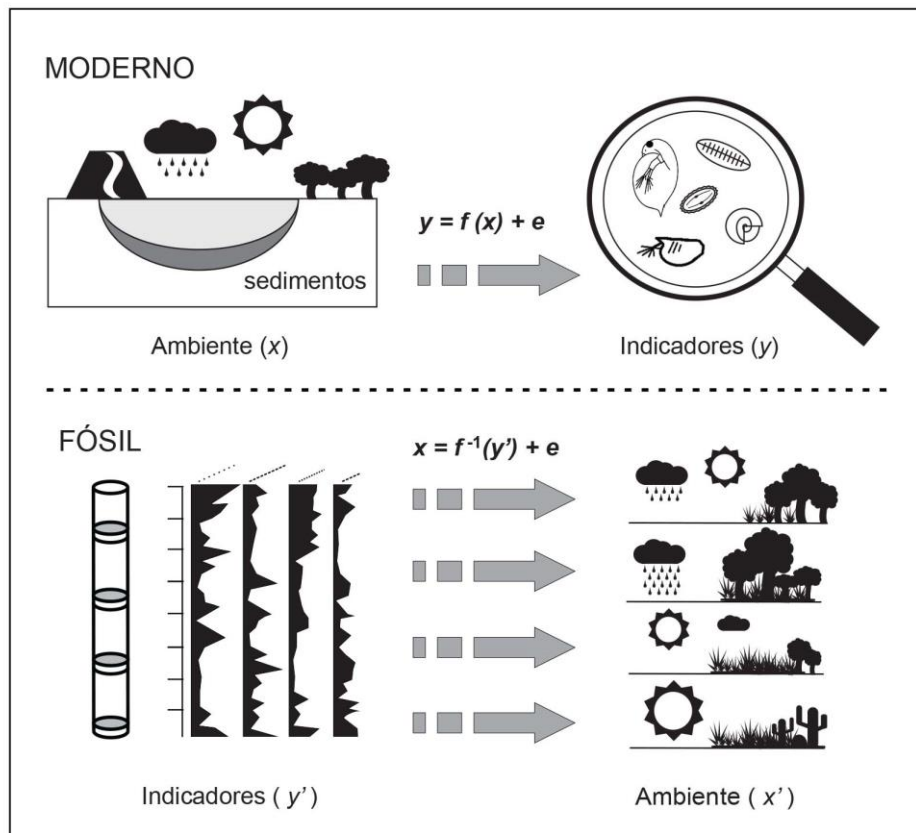


Fig. 2.1. Representación esquemática del principio básico de las reconstrucciones cuantitativas.

Además de las consideraciones anteriores, cada método de reconstrucción presenta supuestos adicionales que delimitan las condiciones particulares en las que es posible un desempeño adecuado. Dichos supuestos deben tomarse en cuenta al elegir un método que se ajuste tanto a la información que podemos manejar como al parámetro que deseamos reconstruir. A continuación, se describen algunos de los métodos utilizados en reconstrucciones ambientales neotropicales, resaltando sus ventajas y desventajas.

2.2.1 Análogos Modernos (MAT)

Conocida como MAT (por sus siglas en inglés, *Modern Analogue Technique*), ésta técnica compara la composición de los ensambles fósiles con una colección de ensambles que representan comunidades modernas, y por ende condiciones ambientales (Prentice, 1980). El supuesto básico de esta técnica es que comunidades similares en estructura y composición se forman bajo las mismas condiciones ambientales. Así, la reconstrucción paleoambiental se interpreta asignando los valores ambientales modernos a aquellas comunidades fósiles que se consideren análogas. Es necesario determinar qué nivel de similitud entre lo fósil y lo moderno se considera suficiente para establecer analogía entre asociaciones y por ende entre las condiciones modernas y las existentes al momento de la formación del registro fósil.

El hecho de que dos comunidades puedan considerarse similares se determina mediante la distancia que existe entre las asociaciones de indicadores que las representan

en un espacio multi-dimensional, donde cada taxón representa una variable independiente y su proporción una coordenada dentro de dicho espacio. Esta distancia es el coeficiente de disimilitud, el cual toma un valor de cero cuando las dos comunidades son idénticas y valores positivos para muestras diferentes. La distancia entre dos muestras se puede medir mediante diferentes métodos (Overpeck *et al.*, 1985; Gavin *et al.*, 2003). No obstante, en muestras polínicas se ha demostrado que el mejor desempeño al establecer analogías se obtiene por medio del método de cuerda cuadrada (ecuación 3.1), aunque otros métodos como ji (o chi) cuadrada también producen datos confiables (Prentice, 1980; Overpeck *et al.*, 1985).

$$d_{ij} = \sum_k (p_{ik}^{1/2} - p_{jk}^{1/2})^2 \quad (\text{ec.1})$$

En la Ecuación 1, d_{ij} es el coeficiente de disimilitud entre las asociaciones i y j ; p_{ik} es la proporción ($0 \leq p_{ik} \leq 1$) de la variable (taxón) k en la asociación i ; y p_{jk} es la proporción ($0 \leq p_{jk} \leq 1$) de la variable k en la asociación j .

Al utilizar el método de cuerda cuadrada se distinguen y acentúan los cambios en la estructura ecológica de una comunidad con respecto a las demás, pues aumenta la consideración de especies poco comunes sin exagerar el ruido producido por especies muy raras cuya aparición puede estar más asociada con el azar (Prentice, 1980).

El umbral que delimita lo que puede ser considerado como análogo o no, se determina dentro de la colección moderna o “conjunto de entrenamiento” mediante la

estimación de la distancia máxima entre dos muestras consideradas como representantes del mismo tipo de comunidad. Por ende, es ideal que cada comunidad moderna esté representada por más de una muestra para tener una aproximación a la variabilidad interna de cada sistema. El umbral óptimo varía de acuerdo con el método de distancia que se utiliza, el número de taxa y la escala espacial del estudio (Prentice, 1980; Overpeck *et al.*, 1985). Si el umbral resulta muy bajo, se exagera la rigurosidad de la comparación, lo que puede resultar en falsos negativos, es decir la detección de no análogos cuando en realidad se trata de las mismas comunidades. Por el contrario, si el umbral es muy alto, la comparación se hace muy laxa e incrementa el número de falsos positivos, es decir detección de similitudes que no son ciertas. En el caso de utilizar la cuerda cuadrada como medida de distancia, el umbral oscila entre 0.05 para aplicaciones muy locales (Calcote, 1988) hasta 0.40 en escala de regionales a continentales (Cheddady *et al.*, 1997), siendo comúnmente valores de 0.12 a 0.20 para escalas intermedias (Willard *et al.*, 2001; Overpeck *et al.*, 1985; Jackson y Overpeck, 2000). De cualquier manera, y dado que la distancia depende del número de taxa considerados en la comparación, a mayor diversidad de las comunidades, los umbrales serán más altos (Correa-Metrio *et al.*, 2012a; Correa-Metrio *et al.*, 2012b).

Este proceso comparativo se realiza para cada muestra fósil con respecto a toda la colección de asociaciones modernas, cuanto más extenso es el set de calibración, mayor es la probabilidad de encontrar análogos modernos (Jackson y Williams, 2004; Birks y Gordon, 1985; Overpeck *et al.*, 1985).

Cuando el coeficiente de disimilitud se encuentra por debajo del umbral calculado, significa que las comunidades fósil y moderna representadas por los arreglos de indicadores son similares en composición y estructura. Así, se puede considerar equivalencia entre ellas, implicando que son comunidades análogas derivadas de condiciones ambientales equivalentes, entonces se asignan los valores de los parámetros ambientales modernos a aquellas asociaciones fósiles que resultaron análogas. En ocasiones, una asociación fósil encuentra más de una comunidad análoga, en estos casos se puede elegir como mejor análogo aquella muestra con el menor coeficiente de disimilitud, o bien se puede hacer un promedio de las condiciones tomando en cuenta todos los análogos y ponderando de acuerdo con su similitud. Si, por el contrario, el índice de disimilitud entre arreglos de indicadores es mayor que el umbral, no puede asumirse analogía entre arreglos, y por lo tanto, tampoco se puede asumir equivalencia entre condiciones ambientales. Finalmente, la reconstrucción paleoambiental se realiza asumiendo que comunidades análogas se desarrollaron bajo condiciones ambientales iguales.

En el caso opuesto, cuando una asociación fósil no encuentra análogo en ningún registro moderno, no puede hacerse inferencia alguna sobre las condiciones ambientales y se conoce como comunidad no-análoga; lo cual significa que no hay una comunidad dentro de la colección moderna que sea lo suficientemente similar como para considerar análogas las condiciones ambientales que les dieron lugar. La detección de comunidades no-análogas es más común cuando no existe un repertorio amplio de muestras modernas que cubran gradientes ambientales amplios. No obstante, extender infinitamente la base de datos

moderna no garantiza que todas las comunidades fósiles encuentren un análogo. Esto se debe a que en el pasado pudieron ocurrir condiciones (o combinaciones de éstas) que no se presentan hoy en día, y por ende comunidades que no se encuentran representadas en el espacio climático y ecológico del presente (Jackson y Williams, 2004). Así, el desempeño de esta técnica tiende a disminuir cuanto más antigua es la muestra fósil, dada una mayor probabilidad de ocurrencia de condiciones ambientales y/o arreglos biológicos sin términos de comparación con el presente. Igualmente, la utilización de esta técnica resulta inadecuada o insuficiente durante episodios de inestabilidad ambiental, tales como las terminaciones o inyecciones de los glaciales, en los cuales las comunidades no se encuentran en equilibrio con el ambiente (Jackson y Overpeck, 2000; Jackson y Williams, 2004). Otra desventaja de MAT se presenta cuando los datos modernos están fuertemente influenciados por la acción humana, lo que genera una diferencia artificial aun cuando las condiciones climáticas no son necesariamente diferentes (Birks, 2003).

La reconstrucción de paleoambientes mediante MAT no requiere establecer un modelo complejo taxa-ambiente (Bartlein y Whitlock, 1993), sino que interpreta el ambiente directamente de la asociación análoga, por esta razón es el procedimiento de reconstrucción cuantitativa que involucra menos procesos estadísticos.

Entre los estudios neotropicales que utilizan este método destacan los de Correa-Metrio, Bush, et al. (2012); Correa-Metrio, Lozano-García et al. (2012); Prange et al. (2010); entre otros.

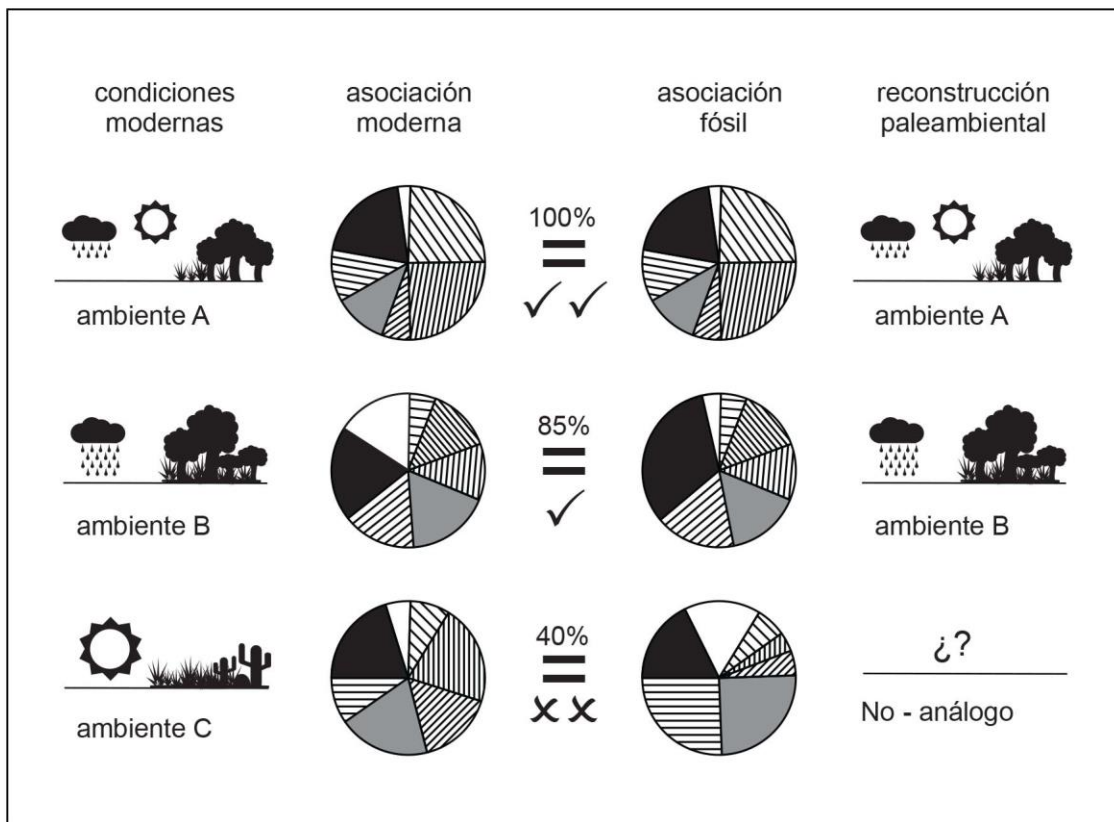


Fig. 2.2. Metodología general de la Técnica de Análogos Modernos (MAT) para la comparación de tres ambientes modernos (izquierda) con sus respectivas asociaciones biológicas vs tres asociaciones fósiles y su posible interpretación. Las gráficas circulares representan la proporción de diferentes taxa en la asociación.

2.2.2 Promedios Ponderados (WA)

Este método asume que cada especie ocupa un nicho diferente en el espacio ambiental y que la distribución de los organismos se comporta de manera unimodal a lo largo de un gradiente ambiental determinado. De esta forma, la máxima abundancia de un taxón, y por ende su representación en el registro fósil, se encuentra alrededor de las condiciones

climáticas óptimas para su desarrollo. Así, cada observación es caracterizada por un óptimo calculado a partir de los nichos de los taxa presentes en ella. El cálculo se realiza mediante el promedio de todos los valores de la variable donde ocurre un taxón determinado, ponderado por su abundancia relativa. Por su parte el rango de tolerancia de cada taxón se calcula por medio de la desviación estándar de los mismos. A aquellos taxa con rangos estrechos de tolerancia se les puede dar un mayor peso en el análisis para mejorar la estimación. Por otro lado, las ausencias de los taxa no tienen interpretación directa ni peso en el análisis (ter Braak y Looman, 1986; Birks y Gordon, 1985; ter Braak *et al.*, 1993). Para disminuir el error de predicción en este tipo de modelos conviene incluir tantos taxa como sea posible y dejar por fuera a aquellos que presenten ocurrencias raras (Cumming y Smol, 1993; Birks y Lotter, 1994; Quinlan y Smol, 2001). En la interpretación del registro fósil se asume que aquellas muestras donde un taxón particular resulte dominante o presente su abundancia máxima, la variable ambiental asociada corresponde a aquella del valor óptimo estimado para dicho taxón (ter Braak *et al.*, 1993). De esta manera, el método es ecológicamente razonable y ofrece funciones de transferencia a partir de entidades biológicas.

La reconstrucción de la variable x comienza con el cálculo del óptimo (U) mediante la ecuación 2 en n sitios para m taxa.

$$\hat{u}_k = \frac{\sum_{i=1}^n y_{ik} x_i}{\sum_{i=1}^n y_{ik}} \quad (\text{ec. 2})$$

Donde \hat{u}_k es la estimación del óptimo para el taxón k , y_k es el porcentaje del taxón k en la muestra i y x_i es el valor de la variable ambiental de interés en la muestra i . A partir del óptimo se puede estimar el parámetro ambiental \hat{x}_i mediante:

$$\hat{x}_i = \frac{\sum_{k=1}^m y_{ik} \hat{u}_k}{\sum_{k=1}^m y_{ik}} \quad (\text{ec. 3})$$

Como se observa el promedio de la abundancia se toma en cuenta tanto en Ec.3 como en ecuación. 4, esto genera una compresión de la variable debido a la redundancia de términos. Este efecto puede eliminarse calculando la compresión desde el set de entrenamiento, mediante una regresión lineal:

$$E(\hat{x}_i) = a_0 + a_1 x_i \quad (\text{ec.4})$$

Donde $E(\hat{x}_i)$ es la compresión, a_0 y a_1 son el intercepto y la pendiente, respectivamente de la regresión. Para obtener la estimación la variable descomprimida (\hat{X}_i), entonces se aplica la ecuación 5, a través de la cual se reduce el sesgo reescalando las variables después de cada estimación.

$$\hat{x}_i = \frac{x_i - a_0}{a_1} \quad (\text{ec. 5})$$

A diferencia del MAT, WA demuestra buen desempeño aunque la cantidad de taxa incluidos en el análisis sea limitada, además es poco sensible a los valores extremos (ter Braak *et al.*, 1993). No obstante, dado el efecto de compresión, tiende a sobreestimar los óptimos en el

extremo inferior del gradiente y a subestimar óptimos en el extremo superior (Birks, 2003). Por otro lado, la eficacia de las estimaciones por medio de WA disminuye cuando los taxa presentan distribuciones muy amplias a lo largo del gradiente ambiental, o bien, cuando su distribución no está directamente ligada con el ambiente sino con la estructura ecológica, tal es el caso de los organismos generalistas u oportunistas. Lo anterior implica que WA no considera las interacciones entre los taxa o con otras variables, pues asume que la abundancia está ligada sólo a la variable de interés y que el crecimiento de una población no afecta la proporción de las demás. Dicho supuesto se transgrede automáticamente cuando se trabaja con abundancias relativas. Otro problema se presenta cuando las entidades biológicas se encuentran integradas por más de una especie, lo que puede generar una distribución multimodal con más de un óptimo; éste escenario es común en análisis palinológicos (Birks, 2003).

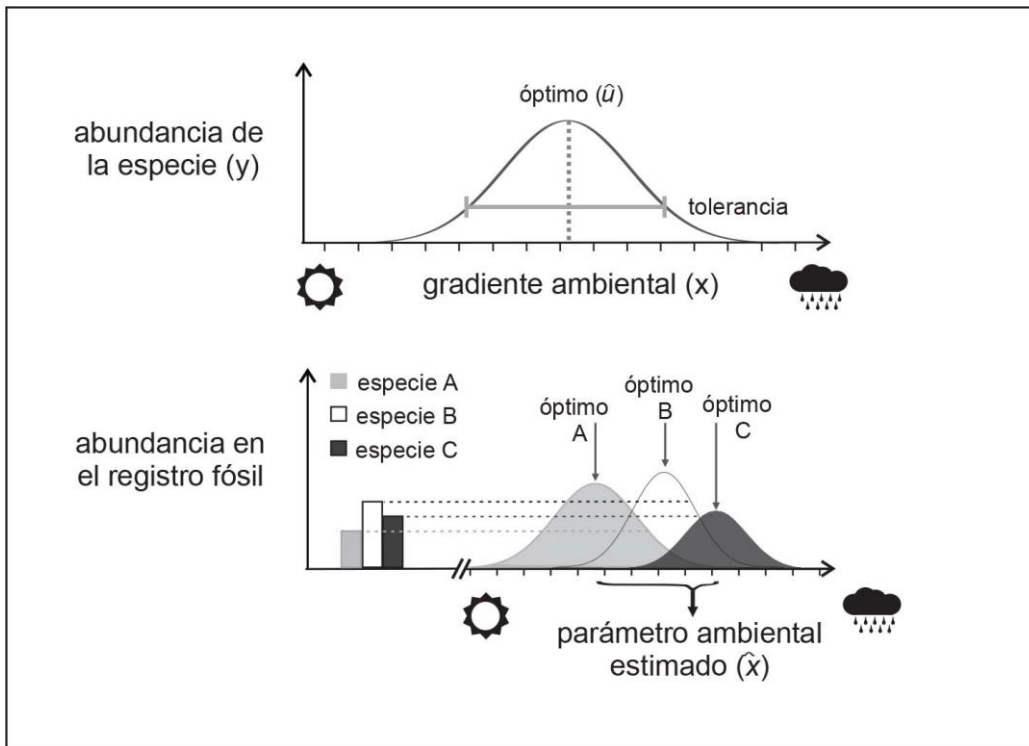


Fig. 2.3. Representación de una reconstrucción mediante Promedios Ponderados (WA), nótese que la estimación del parámetro ambiental se encuentra más cercana al óptimo del taxón más cercano a su abundancia máxima.

2.2.3 Promedios Ponderados - Mínimos Cuadrados Parciales (WA-PLS)

Este método, combina la idea de WA y la complementa con una regresión de mínimos cuadrados parciales (PLS), es decir, realiza una estimación por el mismo procedimiento que WA y extrae componentes adicionales de la varianza residual. Esto modifica los óptimos de la distribución, especialmente los de taxa abundantes con mayores residuales. WA-PLS está diseñado para trabajar con una gran cantidad de taxa, incluso cuando su abundancia es de

cero en muchas de las muestras. Maximiza la covarianza de los componentes de la función que tienen una relación lineal entre sí y obtiene varios componentes mediante iteraciones del proceso. Es un método ecológicamente más razonable porque implica que hay más factores que determinan la distribución de los taxa, como ocurre en la naturaleza y es menos estricto en lo que se refiere a la distribución unimodal (ter Braak *et al.*, 1993; Birks, 2003).

Su metodología se resume en los siguientes pasos, y dado que es un proceso iterativo, los pasos 2-7 se repiten para cada componente.

Paso 0: Se inicia centrando la variable ambiental x_i sustrayéndole el promedio ponderado (ecuación 6).

$$x_i = x_i - \sum_i^n y_i + \frac{x_i}{y_{++}} \quad (\text{ec. 6})$$

Paso 1: El valor ponderado x_i se toma como el puntaje inicial del sitio r_i .

Paso 2: Se calcula un nuevo optimo u_k^* (puntaje de la especie) ponderando el puntaje del lugar (ecuación 7).

$$u_k^* = \sum_{i=1}^n y_{ik} \frac{r_i}{y + k} \quad (\text{ec. 7})$$

Paso 3: Con el óptimo actualizado, se calculan nuevos puntajes de sitios r_i (ecuación 8)

$$r_i = \sum_{k=1}^m y_{ik} \frac{u_k^*}{y_{i+}} \quad (\text{ec. 8})$$

Paso 4 (sólo a partir del 2do componente): Se ortogonalizan los nuevos puntajes de sitios r_i ; para lo cual se denotan como f_i los puntajes del componente anterior y se calculan los grados de libertad v (ecuación 9) para calcular los nuevos r_i ($r_{i,nuevo}$; ecuación 10). Este paso se realiza para cada uno de los componentes anteriores para eliminar la correlación entre componentes.

$$v = \sum_{i=1}^n y_i + r_i \cdot \frac{f_i}{y_{++}} \quad (\text{ec. 9})$$

$$r_{i,nuevo} = r_{i,anterior} - v f_i \quad (\text{ec. 10})$$

Paso 5: los nuevos puntajes r_i se estandarizan mediante el centroide z de los sitios (ecuación 11) y se calcula la varianza s^2 (ecuación 12) para actualizar nuevamente los puntajes r_i (ecuación 13).

$$z = \sum_{i=1}^n y_i + \frac{r_i}{y_{++}} \quad (\text{ec. 11})$$

$$s^2 = \sum_{i=1}^n y_i + \frac{(r_i - z)^2}{y_{++}} \quad (\text{ec. 12})$$

$$r_{i,nuevo} = \frac{(r_{i,anterior} - z)}{s} \quad (\text{ec. 13})$$

Paso 6: Los puntajes estandarizados se consideran entonces como el nuevo componente.

Paso 7: Se realiza una regresión de la variable ambiental x_i sobre cada uno de los componentes obtenidos hasta la iteración actual usando los ponderados (y_i / y_{++}) en la regresión y se toman los valores ajustados como estimados actualizados (\hat{x}_i).

Regresa al paso 2 para componentes subsecuentes. Nótese que una regresión por medio de PLS con un solo componente equivale a un modelo de WA.

En la práctica, se ha observado que los taxa más abundantes y aquellos con más residuales son más propensos a tener óptimos actualizados (ter Braak, 1993; ter Braak *et al.*, 1993). Para evaluar cuál es el número óptimo de componentes a incluir en los modelos de WA-PLS se realiza comúnmente una validación cruzada dejando uno fuera, esto significa correr el modelo con $n-1$ muestras y observar su desempeño para predecir el dato que se quedó fuera. Las diferencias entre los valores predichos y los observados, se elevan al cuadrado, se promedian y se obtiene la raíz cuadrada, a esto se le conoce como raíz del cuadrado medio del error (RCME), y es una medida del poder predictivo de un modelo.

La ventaja principal de WA-PLS es que produce modelos con un menor RCME el cual se puede ver reducido hasta en 0.5 con respecto a modelos producidos mediante WA. Así mismo produce menos sesgo debido a que elimina el efecto de borde relacionado con los

patrones en los residuales a medida que incorpora esta información en los componentes subsecuentes; conforme el número de componentes aumenta, la RCME disminuye hasta convertirse en cero cuando el número de componentes iguala al número de muestras. No obstante, el valor de predicción se pierde cuanto más estricto se hace el modelo. Lo anterior representa la mayor desventaja del método, puesto que requiere de una base de datos independiente para evaluar el número óptimo de componentes en el modelo. Una alternativa comúnmente usada es determinar el número de componentes útiles como aquellos que representen una reducción del 5% o más del RCME (Birks, 1998; ter Braak *et al.*, 1993; Birks, 1995).

WA-PLS es un método muy utilizado en reconstrucciones paleoambientales en el neotrópico; se destaca su uso en bioindicadores acuáticos como ostrácodos (Massaferro y Larocque-Tobler, 2013; Pérez *et al.*, 2011; Massaferro *et al.*, 2014) y polen (Tonello *et al.*, 2009; Schäbitz *et al.*, 2013).

2.2.4. Modelo de Regresión Ponderada Local (LOESS) y Arreglos Sintéticos (Sy-As)

Este método produce modelos de distribución de los taxa a lo largo de un gradiente ambiental mediante regresiones de LOESS y luego compara las muestras fósiles con las estimaciones producidas en una aproximación similar a la de MAT. Posee un gran potencial

en estudios ecológicos, pues modela el nicho ambiental de las especies al tiempo que considera la interacción entre taxa (Correa-Metrio *et al.*, 2012a).

El primer paso es seleccionar los taxa que integrarán en el modelo, dado que para cada taxón se ajusta un modelo de distribución a lo largo de la variable de interés, estos deben estar bien representados a lo largo de todo el gradiente, deben excluirse los taxa raros ya que el déficit de información imposibilita el ajuste del modelo. Posteriormente, se ajustan curvas de regresión para cada taxón seleccionado mediante el modelo de regresión ponderada local (LOESS, a veces también abreviada como LOWESS). Este método combina la sencillez de la regresión lineal por mínimos cuadrados con la flexibilidad de la regresión no-lineal por medio de ajustes dentro de subconjuntos de datos que se describen de forma independiente. Así, no se genera una función global sino una serie de regresiones aditivas que modelan el comportamiento de los taxa a lo largo del gradiente ambiental de interés (Cleveland y Devlin, 1988; Correa-Metrio *et al.*, 2012a). Otros métodos se pueden utilizar para modelar la abundancia de los taxa (*e. g.* modelos aditivos generalizados), no obstante, se recomienda el uso de LOESS por su simpleza.

Para realizar la regresión, la metodología LOESS supone una relación entre las variables dependientes y_i en este caso los bioindicadores y x_i las variables independientes (ambientales) de tal forma que

$$y_i = g(x_i) + \varepsilon_i \quad (\text{ec. 14})$$

Donde g corresponde a la función de suavizamiento (usualmente un polinomio de primer o segundo grado) y ϵ_i indica una dispersión residual con media igual a cero. Para estimar el polinomio local $\hat{g}(x)$ para cualquier valor de x en un espacio m -dimensional de variables ortogonales (taxa), se determina q , un número entero tal que $1 < q < n$. El estimado de \hat{g} en x utiliza la observación q cuyos valores de x_i son los más cercanos a x ; a esto lo designamos como sección local o vecindario en el espacio de variables. Cada punto en el vecindario es ponderado de acuerdo con su distancia a x , los puntos más cercanos tienen un peso mayor. Posteriormente se ajusta una función lineal o cuadrática de la variable independiente usando los mínimos cuadrados ponderados con estos pesos; entonces, $g(x)$ es tomado como el valor de la función ajustada a x . Esto se hace para cada valor de x al que queremos estimar $g(x)$.

El tamaño del vecindario o ancho de banda α se determina mediante una función de distancia ρ , (puede ser euclidiana para variables geográficas, u otros métodos de distancia como camberra o manhattan) y una función de peso $W(u)$, para lo que comúnmente se utiliza la función de tricubo (ecuación 15).

$$W(u) = (1 - u^3)^3 \quad (\text{ec. 15})$$

Para valores $0 \leq u \leq 1$. Entonces, se pondera para la observación (y_i, x_i) mediante la ecuación 16.

$$w_i(x) = W(\rho(x, x_i) / d(x)) \quad (\text{ec. 16})$$

Donde $w_i(x)$ como función de i , toma valores máximos cuando x_i se aproxima a x , y decrece mientras x_i aumenta su distancia con respecto a x hasta convertirse en cero para el q -avo más cercano x_i a x . El término $d(x)$ representa la distancia del q -avo más cercano x_i a x . El tamaño del vecindario α al cual se le ajusta una función (lineal o cuadrática) se calcula mediante la ecuación 17; para q = número de puntos en el vecindario y n = número de observaciones totales.

$$\alpha = \frac{q}{n} \quad (\text{ec. 17})$$

Donde α es, entonces, la fracción de los puntos totales incluidos en el vecindario. Conforme α se incrementa $\hat{g}(x)$ es más suave. Por último, se estima el error de la regresión mediante la RCME.

Una vez determinados los parámetros de la regresión (α y \hat{g}) se modela cada taxón y se evalúa su sensibilidad ante la variable de interés. Aquellos taxa con distribuciones estrechas (*i.e.* baja dispersión) y distribución relativamente normal de residuales se consideran sensibles y se seleccionan para formar parte de la asociación teórica de referencia. Esta selección es propiamente un arreglo sintético de taxa, ya que no es una representación de las distribuciones observadas sino un modelo que simula la ocurrencia de los taxa incluidos en una proporción aproximada para diferentes intervalos del gradiente (Correa-Metrio *et al.*, 2012a).

Finalmente, la interpretación del registro fósil se hace mediante la comparación de la asociación biológica en el registro fósil con las diferentes asociaciones teorizadas para los distintos intervalos del gradiente de interés, de forma similar al procedimiento de MAT. Se recomienda el uso de la distancia de Canberra y no de cuerda cuadrada como en MAT, debido a que asigna el mismo peso a todas las especies, esto es preferible en este caso ya que se han eliminado las presencias raras (Prentice, 1980; Overpeck *et al.*, 1985; Legendre y Legendre, 1998; Gavin *et al.*, 2003).

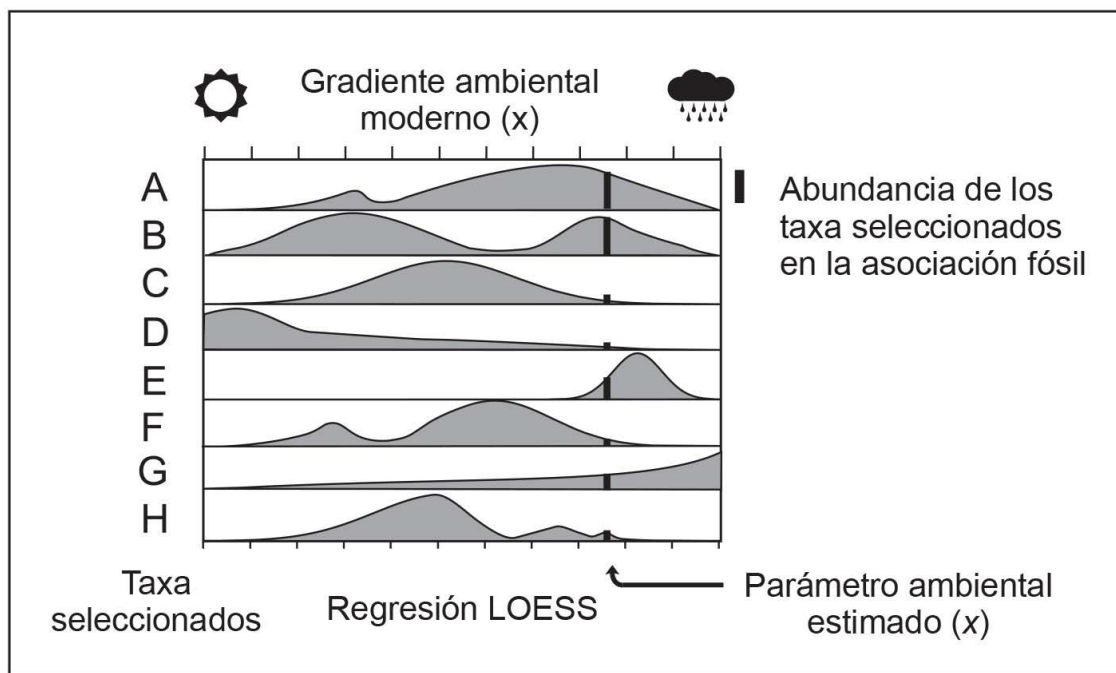


Fig. 2.4. Modelos de LOESS de taxa seleccionados y su comparación con la abundancia de los taxa en el registro fósil a lo largo del gradiente ambiental (modificado de Correa Metroio et al. 2012a).

La reconstrucción ambiental mediante SyAs reduce el ruido al preseleccionar los taxa más sensibles con una clara asociación a la variable de interés. Aunque éste método se desarrolló para indicadores polínicos, su aplicación es extensible para toda clase de bioindicadores (Correa-Metrio *et al.*, 2012a).

Al comparar este método con WA-PLS se han observado tendencias similares en las reconstrucciones; no obstante, el RCME se reduce utilizando SyAs en un 2.4% y 2.6% en las reconstrucciones de temperatura y precipitación en la península de Yucatán (Correa-Metrio *et al.*, 2012a).

2.3 Aplicación de los métodos mediante R (software)

Como se observa en las secciones anteriores, el empleo de cualquiera de los métodos de reconstrucción cuantitativa requiere de una serie de iteraciones que evalúan cada registro fósil en función de las relaciones modernas entre taxa y ambiente. Por esta razón su aplicación manual o mediante hojas de cálculo resulta extenuante y abre la puerta a una fuente de error (propio de la condición humana). Afortunadamente, existe una colección de funciones dentro del programa R (R Core Team, 2017) que desarrollan cada una de las metodologías descritas a partir de un arreglo específico de los datos (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Funciones de reconstrucción paleoambiental cuantitativa en R (R Development Core Team 2009).

| Objeto | Descripción |
|--|--|
| ambiente | Base de datos o vector con los parámetros ambientales actuales de n sitios con los que se desea calibrar la función. |
| moderno | Base de datos con la abundancia de m taxa (columnas) en n sitios (filas). |
| fosil | Base de datos con la información de los m taxa (columnas) a lo largo del registro fósil z (filas). |
| edad | Un vector de extensión z con las edades correspondientes al registro fósil. |
| a, b, c | Mínimo, máximo e intervalo del gradiente ambiental (respectivamente) para el cual se evaluará la regresión (LOESS). |
| Aplicación de las funciones y reconstrucción de los parámetros | |
| MAT Requiere paquete: "rioja" (Juggins, 2015) | require(rioja) MAT(ambiente, moderno, dist.method="sq.chord")->mat.ej predict(mat.ej, newdata=fosil) |
| WA Requiere paquete: "rioja" (Juggins, 2015) | require(rioja) WA(moderno, ambiente)->wa.ej predict(wa.ej, newdata = fosil) |
| WA-PLS Requiere paquete: "rioja" (Juggins, 2015) | require(rioja) WAPLS(moderno, ambiente)->wapls.ej predict(wapls.ej, newdata = fosil) |
| SyAs Requiere paquete: "paleoMAS" (Correa-Metrio <i>et al.</i> , 2012c) | require(paleoMAS) akaike.all(ambiente, moderno, interval = c(a,b,c))->syas.ej syas(ambiente, moderno, syas.ej, fosil, edad, delta = c) |

CAPÍTULO III

3. ASOCIACIONES VEGETALES DEL CENTRO DE MÉXICO A TRAVÉS DEL CUATERNARIO TARDÍO: ANÁLOGOS MODERNOS Y RECAMBIO COMPOSICIONAL

(Artículo publicado)



Journal of Vegetation Science **28** (2017) 504–514

Vegetation assemblages of central Mexico through the late Quaternary: modern analogs and compositional turnover

Dayenari Caballero-Rodríguez, Socorro Lozano-García & Alexander Correa-Metrio

Resumen

Para determinar cuándo aparecieron los ensambles de vegetación que actualmente ocupan el centro de México, se usaron ensambles polínicos para explorar la evolución de la vegetación regional durante el Cuaternario tardío. Se analizó un total de 1397 muestras de

polen (1357 muestras fósiles provenientes de 17 registros, y 40 muestras modernas) por medio de un análisis de correspondencia sin tendencia para evaluar el grado de analogía entre los ensambles modernos y fósiles, así como el recambio composicional en el tiempo. Se encontró un alto grado de analogía entre la vegetación moderna y glacial, mientras que el Holoceno Temprano y Medio estuvieron caracterizados por frecuencias altas de ensambles polínicos no-análogos al moderno. El recambio de la vegetación durante el periodo glacial presentó tanto pulsos de cambio abrupto como episodios de estabilidad. En contraste, el recambio composicional polínico fue alto durante la mayor parte del Holoceno. De acuerdo con la ordenación de los ensambles modernos, los registros fósiles se clasificaron en tres grupos de acuerdo con su elevación. El recambio de la vegetación y la analogía con los ambientes modernos no fueron sincrónicos en los tres grupos altitudinales determinados, excepto en los últimos 2000 años, cuando los ensambles polínicos sugieren una fuerte analogía moderna en toda la región. El impacto humano sobre la vegetación del centro de México fue consistente durante los últimos 2000 años, lo cual apunta a que la biodiversidad expresada en la vegetación moderna incorpora una huella antropogénica intensa. La alta similitud entre los paisajes modernos y los glaciales sugiere que el efecto de la ocupación humana en el ambiente es similar al ejercido por el estrés climático del periodo glacial. En cualquier caso, la homogenización del paisaje moderno, acompañada de la pérdida de conectividad de los ecosistemas bajo el patrón moderno de homogenización del paisaje, representa una amenaza sin precedente para la biodiversidad regional.

Abstract

Question: When did vegetation assemblages that occupy modern central Mexico appear within the context of the late Quaternary?

Location: Central Mexico.

Methods: We used modern and fossil pollen data sets from central Mexico to explore the evolution of regional vegetation through the late Quaternary. A total of 1397 samples (1357 fossil samples distributed in 17 records and 40 modern samples) were analysed through detrended correspondence analysis to evaluate the degree of analogy between modern and past vegetation assemblages, and regional vegetation compositional turnover through time.

Results: There was a high degree of analogy between modern and glacial vegetation, whereas the early and mid-Holocene were characterized by a high frequency of no-modern-analogue pollen assemblages. Vegetation turnover during the glacial time was characterized by both pulses of abrupt change and episodes of stability. In contrast, vegetation turnover was high through most of the Holocene. Both vegetation turnover and past vegetation analogy to modern were not synchronous in altitudinal zones, except for the past 2000 yrs, when pollen assemblages suggest a high vegetation analogy to modern-day throughout the region.

Conclusions: Human impacts on central Mexico regional vegetation were consistently evident during the last 2000 yrs, suggesting that biodiversity expressed in the modern vegetation assemblages incorporates a high anthropogenic imprint. High resemblance of glacial and modern landscapes suggests that the effect of human occupation on the landscape is similar to that exerted by glacial time environmental stress. However, loss of ecosystem connectivity under the modern pattern of landscape homogenization represents an unprecedented threat for regional biodiversity.

Keywords: Central Mexico; DCA; Late Quaternary; Modern analogues; Pollen analysis; Vegetation turnover.

3.1 Introduction

Because of its latitudinal position (between 18 and 22 °N), central Mexico incorporates vegetation elements from the Nearctic and Neotropical biogeographic realms (Ben G. Holt, Jean-Philippe Lessard, Michael K. Borregaard, Susanne A. Fritz, Miguel B. Araújo, Dimitar Dimitrov, Pierre-Henri Fabre, Catherine H. Graham, Gary R. Graves, Knud A. Jønsen, David Nogués-Bravo, Zhiheng Wang, Robert J. Whittaker, Jon Fjeldså, 2013; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Udvardy, 1975). These elements interact along the steep temperature and precipitation gradients that characterize the Trans-Mexican Volcanic Belt, a geologic province that crosses the continent from the Gulf of Mexico to the Pacific Ocean over some 1000 km (Ferrari *et al.*, 2012). Through the late Quaternary, climate variability and local factors such as human occupation have promoted species adaptation, migration and regional extinctions. These changes have caused vegetation turnover at different temporal and spatial scales. Thus, modern regional vegetation diversity does not necessarily represent the envelope of the ecosystems that have occupied the region through the late Quaternary (Williams y Jackson, 2007). Understanding the nature of the temporal changes and the amplitude of contraction/expansion patterns of vegetation diversity would provide insights into the imprint that the intervening factors have left on modern vegetation.

Pollen assemblages offer a fair representation of parental vegetation in terms of both composition and structure (Birks, 1986). Although pollen–vegetation relationships are far from one-to-one, the multivariate character of pollen assemblages expressed as relative

frequency of constituent taxa does reflect α -, β - and γ -diversity (e.g. Correa-Metrio *et al.*, 2011). Pollen is preserved in lacustrine sedimentary sequences and can therefore be used to reconstruct past vegetation variability (Delcourt y Delcourt, 1991). Similarly, pollen assemblages present in modern mud–water interface sediments reflect modern vegetation. Thus, modern pollen spectra represent the current envelope of vegetation diversity, which can be used as a context for evaluating resemblance of past vegetation arrangements through various numerical metrics (e.g. Overpeck *et al.*, 1985; Gavin *et al.*, 2003). Similar (dissimilar) environmental conditions lead to similar (dissimilar) vegetation assemblages, known as analogue (no-analogue) communities (Williams y Jackson, 2007). Also, past unstable environmental conditions were often associated with unstable vegetation assemblages with a high likelihood of not being represented in the modern landscape.

Through the late Quaternary, the climates of central Mexico have been closely associated with global climatic variability. Temperature changes have followed global patterns (e.g. Lozano-García *et al.*, 2007; Caballero *et al.*, 2010; Correa-Metrio *et al.*, 2013), and moisture availability has been largely controlled by the millennial-scale migration of the Intertropical Convergence Zone (Lozano-García *et al.*, 2015; Torres-Rodríguez *et al.*, 2015; Correa-Metrio *et al.*, 2012b). Thus, the late Quaternary could be summarized through three main environmental settings (Fig. 3.1): the colder and drier glacial (up to ~15 000 yrs before present), the climatic instability of the deglaciation and the Holocene inception (from ~15 to 8000 yrs before present), and the warmer and wetter mid- to late Holocene (the last ~8000 yrs; Fig. 3.1). Given the lesser representation of glacial climates in the modern

landscape, lack of analogy between modern and glacial vegetation is likely, and has been reported before (Correa-Metrio *et al.*, 2012b). Meanwhile, the high climatic variability of the deglaciation and the early Holocene implies vegetation instability and therefore, high likelihood of no-modern-analogue assemblages (Williams y Jackson, 2007).

The geologic nature of central Mexico has favored the development of numerous lacustrine basins where sediments have accumulated over thousands of years. Various palynological studies on modern and fossil material have been carried out over the last decades, making substantial contributions to the understanding of local vegetation changes during the late Quaternary. Here, we use available modern and fossil pollen data from the region to evaluate the evolution of vegetation assemblages of the region through the late Quaternary. By addressing modern analogy of past forest ecosystems and regional ecological drift represented by pollen assemblages, we aim to answer a basic question: when did vegetation assemblages that occupy modern central Mexico appear within the context of the late Quaternary?

Amid the natural climatic variability that takes place naturally at different time scales, it could be stated that modern climates of Mexico established around 7000 yrs before present (Fig. 3.1). Therefore, this time period should be characterized by a high resemblance between modern and past vegetation assemblages. Although human presence in central Mexico has been documented since the late Pleistocene (Coe y Koontz, 2008), the exponential growth of human populations capable of substantially altering the vegetation patterns started between 3000 and 2000 yrs before present (Fig. 3.1; McCaa, 2000;

Maddison, 2001). Thus, if regional modern vegetation assemblages are more a reflection of this long history of human occupation than of climate, analogy between modern and past vegetation should be a feature of just the last 3000–2000 yrs.

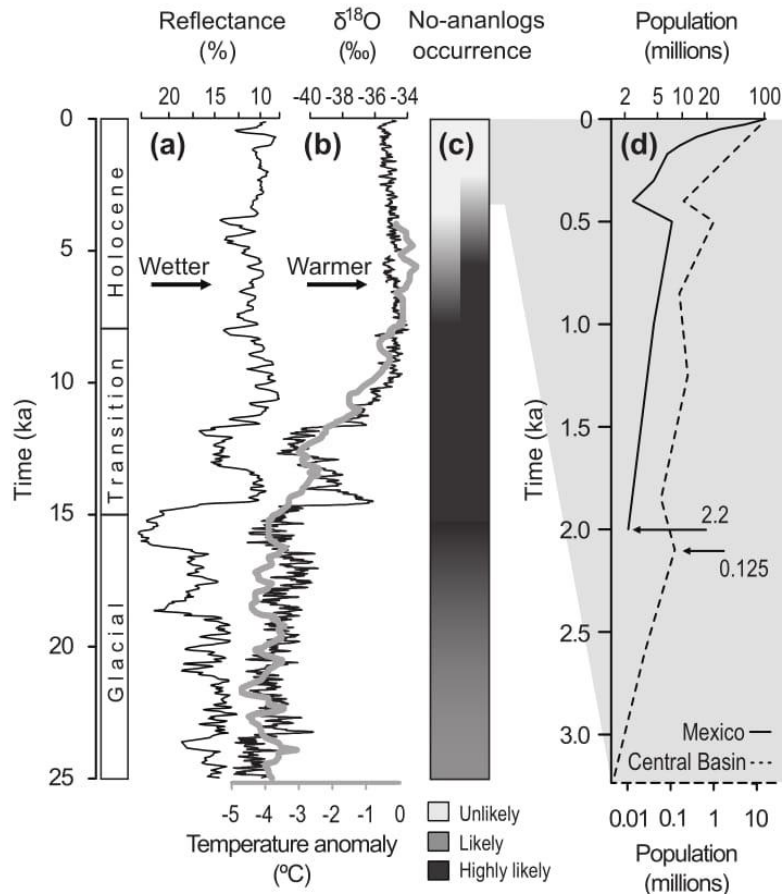


Fig. 3.1 | Environmental scenarios of central Mexico through the last 25 000 yrs. (a) Relative moisture availability in the northern Neotropics from the color reflectance of Cariaco Basin (Peterson et al. 2000). (b) Isotopic record from Greenland core NGRIP as global temperature surrogate (NGRIP Members 2004), and temperature anomalies with respect to present at Chalco Basin, Central Basin of Mexico (Correa-Metrio et al. 2013). (c) Hypothetical scenarios of likelihood of no-analogue vegetation assemblage occurrence with (right) and without (left) a strong human influence on regional vegetation assemblages. (d) Human population in millions (note the logarithmic scale) for Mexico (upper solid x-axis; Maddison 2007) and the Central Basin of Mexico (lower dashed x-axis; McCaa 2000) for the last 3200 yrs.

3.2 Study area

Central Mexico mainly consists of an active volcanic ridge that covers an area of ~160 000 km², around 10% of the Mexican territory. Volcanic activity has formed prominent mountains, reaching elevations up to 5636 m a.s.l. (Ferrari *et al.*, 2012). Forest ecosystems of the region are the product of differences in individual species adaptations and dispersal capabilities (Challenger y Soberón, 2008; Rzedowski, 1978; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). Tropical Evergreen forests are the most biodiverse ecosystems of the region, with a flora that includes a wide variety of trees, lianas, epiphytes and shrubs; they are located mainly on the flank that faces the Gulf of Mexico, a region with more constant humidity supply (Rzedowski, 1978; Challenger y Soberón, 2008). Deciduous forests are found mostly along the Pacific coast and some foothills in the southern part of the Trans-Mexican Volcanic Belt, and are dominated by *Bursera*, *Ipomoea*, *Acacia*, *Mimosa* and *Celtis*. Cloud forests are restricted to narrow regions in the humid temperate region on the wet slopes, with a highly diverse flora that includes *Carpinus*, *Liquidambar*, *Ulmus* and *Alnus*. Temperate forests are the most abundant vegetation type in the region, especially at elevations >1500 m a.s.l.; their floristic affinity corresponds principally to Nearctic biota, but with an important contribution of Neotropical taxa in their non-arboreal component. The mountain ridges located at the margins of the region prevent some areas of the central part from receiving precipitation, even during the rainy season, resulting in important patches of xerophytic shrublands. These ecosystems are dominated by Euphorbiaceae, Cactaceae, Agavaceae and

Crassulaceae, with sparse populations of *Dalea*, *Verbesina* and *Bursera*. Additionally, human influence on the vegetation is manifested by high abundances of *Amaranthus*, Asteraceae, *Cosmos*, *Plantago* and *Zea mays*.

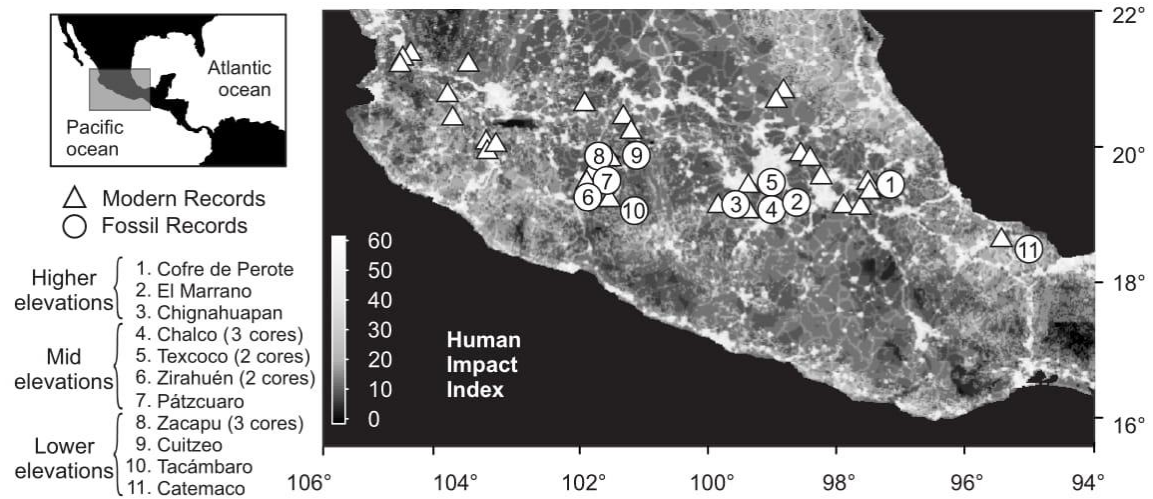


Fig. 3.2 Study area. Modern and fossil pollen records in the context of Human Impact Index of central Mexico (Sanderson et al. 2002). Details on individual fossil records and modern localities can be found in Appendices A and B, respectively.

3.3 Methods

Fossil records from 17 lacustrine deposits in central Mexico (Appendix A) and 40 locations sampled for mud–water interface sediments (Appendix B) were analyzed to identify the main patterns of palynological turnover through the late Quaternary. Modern samples covered a geographic area between 95°20' and 104°45' W and 18°36' and 21°23' N, with elevations ranging from 116 to 4218 m a.s.l. (Fig. 3.2). Human impact indices of modern locations varied between 14 and 38 along a scale between zero and 64 that represents a gradient from not impacted to totally urbanized areas (Sanderson *et al.*, 2002). Fossil records included in this study covered a geographic extent contained within the modern records at elevations between 340 and 3860 m a.s.l., and spanning time intervals going back into the past between 78 and 130 thousand calibrated years before present (ka hereafter). The chronologies of the fossil records were homogenized by calibrating originally reported radiocarbon dates according to Fairbanks *et al.* (2005), and time models were constructed by linear interpolation between dated depths (Appendices C and D). Fossil and modern data totaled 1397 samples described in terms of 251 taxa, including unknowns. All data sets were standardized by excluding spores and aquatic taxa from the pollen sum, which was subsequently used as the basis for calculating relative abundances (Birks, 1986). Percentages of unknowns averaged 0.74% per sample, with 95% confidence interval between 0% and 9.13%.

Data analyses were based on a detrended correspondence analysis (DCA) (Hill y Gauch, 1980). This technique summarizes the variability reflected in taxon composition, and ordinales both modern and fossil records within a common space with lower dimensionality (Correa-Metrio *et al.*, 2014). Rare taxa were down-weighted within the DCA because they tend to influence dissimilarity metrics among samples and create spurious gradient length estimates (Eilertsen *et al.*, 1990). Given that the ordination was produced using all modern and fossil samples, distance among them within the ordination has a two-fold interpretation: (1) distance between fossil and modern samples represents dissimilarity between modern and past vegetation assemblages; and (2) distance among contiguous fossil pollen samples from the same record are a surrogate for ecological turnover in time.

Compositional distances among modern samples were calculated using the scores of the first four axes of the DCA. Subsequently, these distances were summarized through a probability density function composed of a finite mixture of two Gaussian distributions (Bolker, 2007). Given that Euclidean distances are always larger than or equal to zero (Legendre y Legendre, 1998), they were log-transformed before identifying the components of the mixture model. Two log-normal distributions were identified, each one of them representing a proportion (λ_1 and λ_2) of the mixture: λ_1 , a distribution of distances among localities characterized by similar pollen assemblages (S hereafter); and λ_2 , a distribution of distances among localities whose pollen assemblages were significantly different (D hereafter). The means of S and D and the 95th quantile of S set the parameters to classify distances among pollen assemblages into four categories: (i) similar, assemblages with

distances among them below the mean of S; (ii) likely similar, pollen assemblages with distances among them within the range defined by the means of S and D; (iii) likely dissimilar, pollen assemblages with distances among them within the range defined by the mean of D and the 95th quantile of S; and (iv) dissimilar, pollen assemblages with distances among them above the 95th quantile of S. These categories were then used to evaluate the fossil records in terms of both degree of analogy between fossil and modern assemblages, and ecological turnover between successive fossil samples.

All analyses were performed on each individual fossil record, but results were grouped into three altitudinal categories to generalize the results and identify patterns of change. Three records located above 2500 m a.s.l. formed the category of higher-elevation lands; mid-elevation lands were integrated from eight records located between 2000 and 2500 m a.s.l.; and six records located below 2000 m a.s.l. formed a group we named lower-elevation lands (Appendix A). All analyses were performed using R (R Core Team, 2017), especially packages “vegan” and “mixtools” (Oksanen *et al.*, 2012; Benaglia *et al.*, 2009).

3.4 Results

All four DCA axes were significant, with associated eigenvalues larger than the expected inertia under a broken stick model (Table 3.1). Eigenvalues indicated that Axis 1 was 1.29, 1.66 and 1.71 times more important than axes 2, 3 and 4, respectively (Table 3.1). The resulting range of taxa scores was very large (5.66, 9.04, 12.67 and 6.30 SD for axes 1–4, respectively), mostly because of extreme scores obtained for rare taxa (Appendix E). The envelope for the distribution of all samples on the ordination coincided with the envelope for distribution of fossil pollen assemblages. In contrast, modern samples were contained within a narrower section, representing approximately 53%, 69%, 51% and 8% of lengths for axes 1, 2, 3 and 4 for all samples, respectively (Table 3.1, Fig. 3.3, Appendix F).

Table 3.1. Detrended correspondence analysis. Axes relative importance (eigenvalues), and axis lengths for the dataset of modern and fossil pollen assemblages from central Mexico. The percentage of each axis occupied by fossil and modern samples is shown inside parenthesis.

| DCA | Axis 1 | Axis 2 | Axis 3 | Axis 4 |
|-------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Eigenvalue | 0.238 | 0.185 | 0.143 | 0.139 |
| Axis length for taxa (SD) | 5.654 | 9.038 | 12.67 | 6.299 |
| Axis length for all samples (SD) | 2.26 (40%) | 2.604 (29%) | 2.326 (18%) | 1.816 (29%) |
| Axis length for modern samples (SD) | 1.188 (21%) | 1.789 (20%) | 1.196 (9%) | 0.149 (2%) |
| Axis length for fossil samples (SD) | 2.26 (40%) | 2.604 (29%) | 2.326 (18%) | 1.816 (29%) |

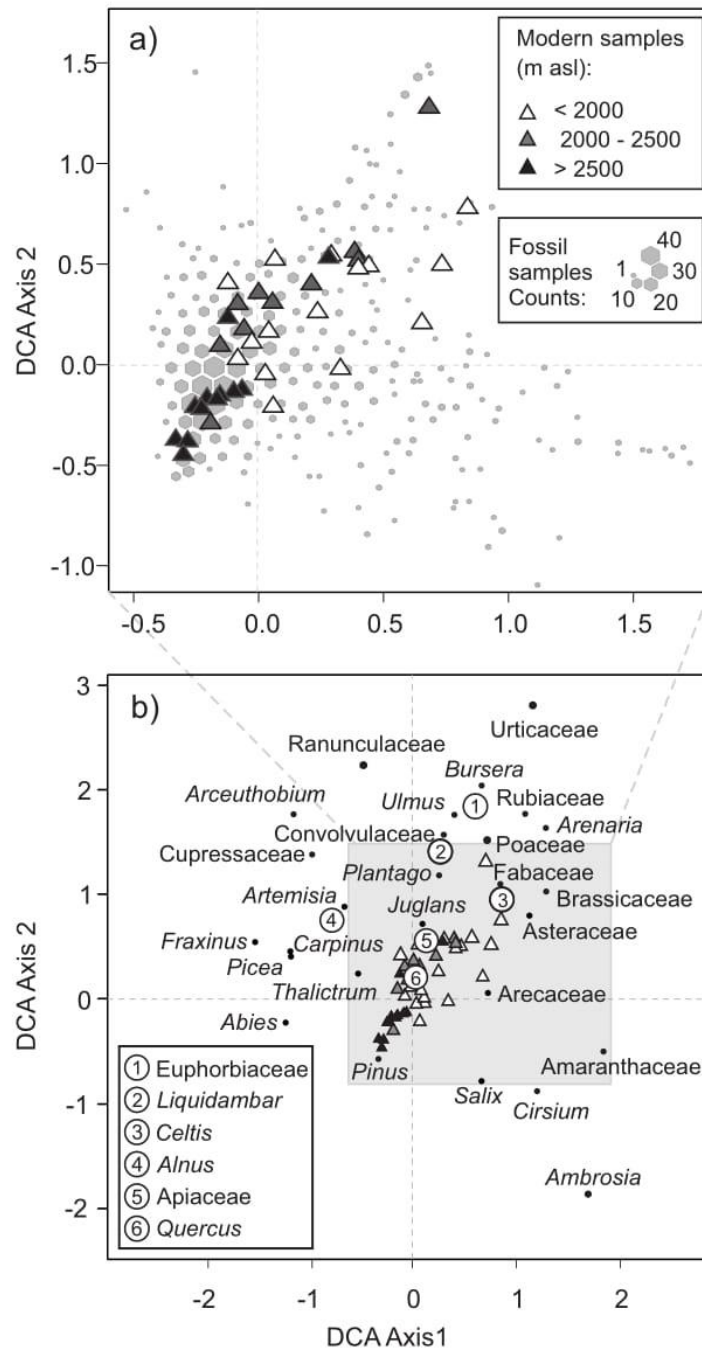


Fig. 3.3 DCA joint plots for the first two ordinated axes. (a) DCA ordination of samples; triangles indicate modern samples and their altitudinal distribution; fossil samples are represented by hexagons whose size indicates number of samples binned for representation purposes. (b) DCA ordination of taxa; DCA was run using all taxa, but only those that reached a relative abundance of at least 1% in 5% of the samples are shown; modern sites were plotted for reference.

Euclidean distances among all samples (including fossil and modern) varied from 0.001 to 3.674 SD, with mean 0.637 SD. The range of distances among modern samples was narrower, ranging from 0.028 to 2.093 SD, with a mean of 0.647 SD. When distances among modern samples were log-transformed and submitted to probabilistic decomposition, the two normal distributions accounted well for the total distribution of the data (Fig. 3.4, Table 3.2). Back-transformed means for the distributions of S and D were 0.283 and 0.630 SD, respectively. The one-tailed quantile associated with 95% probability of the S distribution was reached at 0.005, which back-transformed was 0.955 SD.

Altitudinal groups of records displayed differential temporal patterns in terms of both analogy to modern assemblages and compositional turnover (Fig. 3.5). Distances of higher-elevation records to modern samples remained within a similar category during the late Pleistocene until the onset of the Holocene (Fig. 3.5). From 10 to 4 ka, likely dissimilar values were reached, interrupted only at 6 ka, when distances to the modern space slowly decreased towards the present (Fig. 3.5a). Regarding compositional turnover, higher-elevation records showed relative stability, remaining within the similar and likely similar categories through most of the record. Peaks of high turnover were evident at ~14 ka and from ~10 to 9 ka (Fig. 3.5a).

Table 3.2. Parameters of the two Normal distributions that describe the log transformed distances among modern samples

| Distribution | Mean (μ) | SD (σ) | Proportion (λ) |
|--------------|----------------|-----------------|--------------------------|
| Similar | -1.263 | 0.742 | 0.192 |
| Dissimilar | -0.462 | 0.504 | 0.808 |

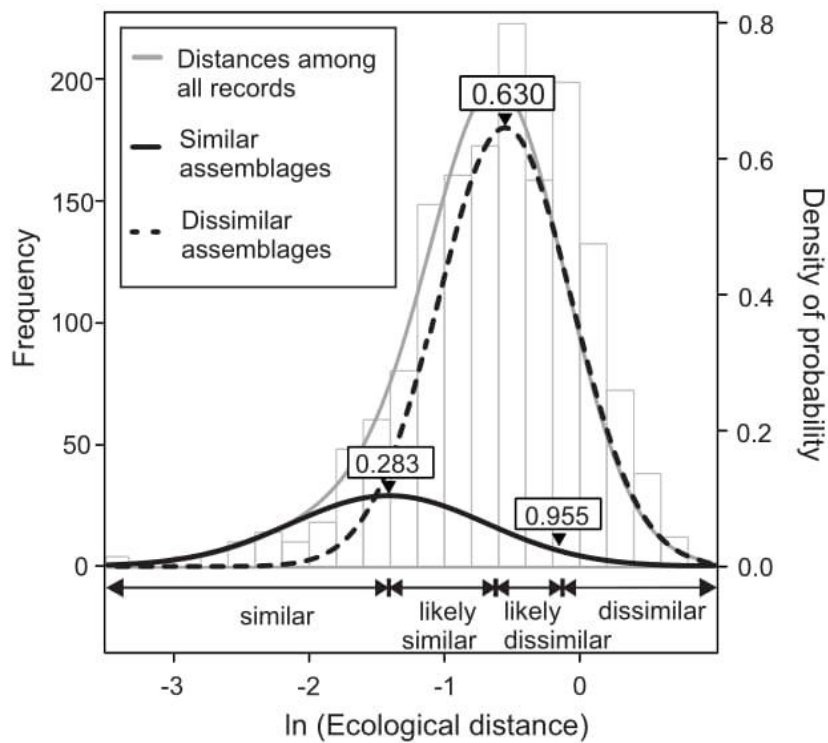


Fig. 3.4 Mixture model of Euclidean distances among modern pollen assemblages. The histogram shows the observed frequency distribution of distances among all modern samples generalized by the total probability density function (grey curve). Black lines represent the probability density functions of distances among analogue (solid line) and no-analogue (dashed line) pollen assemblages. While the horizontal axis is in a logarithmic scale, the identified thresholds are shown in their original units (SD).

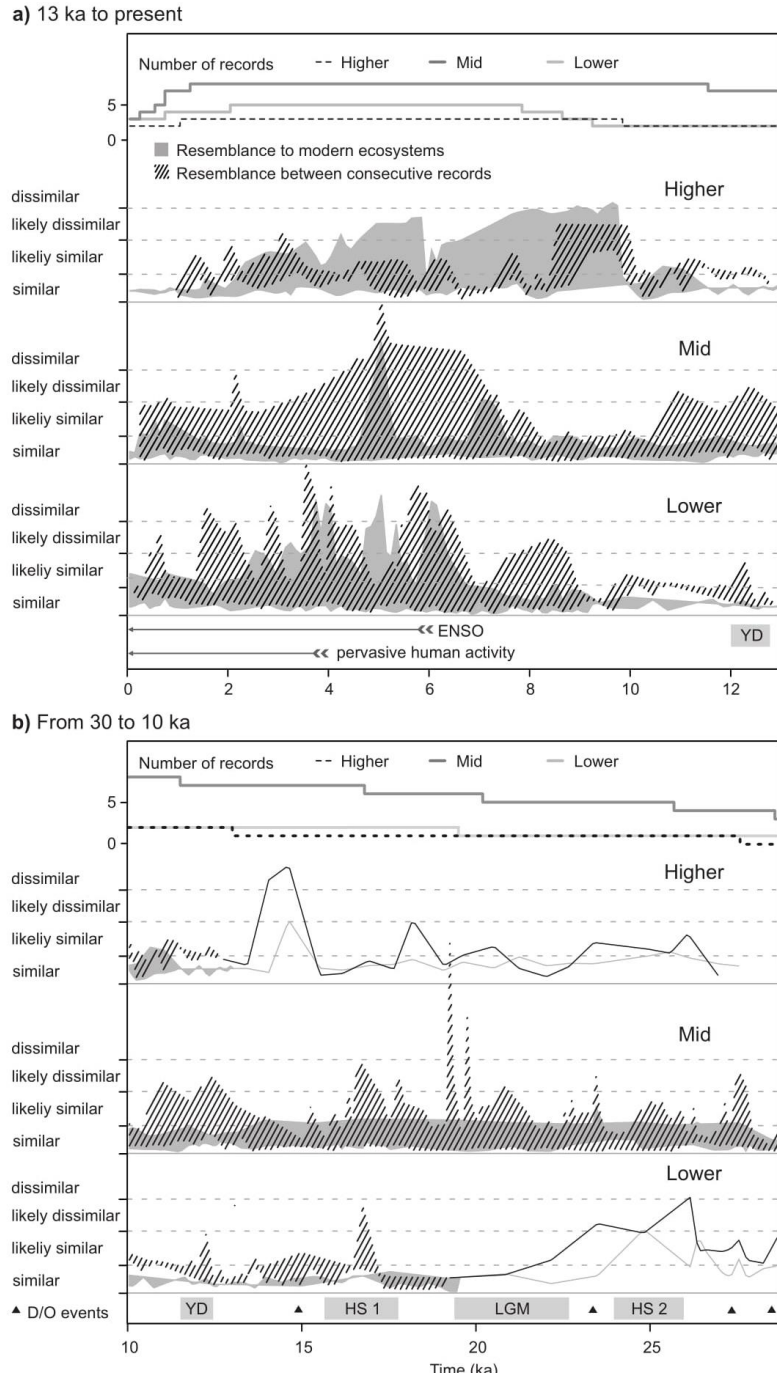


Fig. 3.5 Resemblance of fossil assemblages to modern samples (grey area) and compositional turnover (dashed area) of fossil records per altitudinal zone during: (a) Holocene and (b) late Pleistocene. Horizontal dashed lines show the thresholds of the different categories identified through the mixture model. Number of records considered within each altitudinal group is shown in the upper part of both panels. Heinrich Stadials (HS) are shown at the bottom of panel (b).

Mid-elevation records showed assemblages similar to present prevailing throughout most of the analyzed time window, reaching up to the likely dissimilar category only at ~5 and ~7 ka (Fig. 3.5a). In contrast, compositional turnover within these records was rather intense. Whereas from 11 to 7 ka ecological turnover fell near the likely similar threshold, it crossed over the likely dissimilar threshold from ~7 to ~3 ka and at 5 and 2 ka (Fig. 3.5a). In contrast, Pleistocene compositional turnover was irregular, showing several peaks over the likely dissimilar and dissimilar thresholds (Fig. 3.5b).

Lower-elevation records showed a more variable pattern in both distance to modern and ecological turnover (Fig. 3.5). High distances to modern characterized these records around ~50 ka (Appendix G), and from 7 to 2 ka, with peaks surpassing the dissimilar threshold at ~4, 5 and 6 ka. Similar-to-modern communities characterized the lower-elevation records from 49 to 7 ka and through the last 2000 yrs (Fig. 3.5, Appendix G). Several high ecological turnover peaks were evident during the Pleistocene (~51, 49, 42, 26 and 14 ka; events older than 30 ka can be found in Appendix G), whereas most of the Holocene was characterized by compositional instability.

3.5 Discussion

Detrended correspondence analysis ordinations have traditionally been used as surrogates for measuring ecological turnover and reconstructing environments based on fossil assemblages (e.g. Lozano-García *et al.*, 2013; Correa-Metrio *et al.*, 2014; Jacobson and Grimm, 2010; Bush and Colinvaux, 1990). Here we demonstrate it is also useful for studying resemblance among past and modern vegetation assemblages. Of special interest is the fact that, even though other methodologies have been applied for studying modern analogues (e.g. Overpeck *et al.*, 1985; Gavin *et al.*, 2003; Simpson, 2012), with the use of DCA both modern analogy and compositional turnover are measured with the same units, facilitating the simultaneous interpretation of results in space and time.

The four DCA axes were significant, but Axes 3 and 4 contributed very little to differentiate samples (Appendix E). Thus, the interpretation of the ecological space reflected by the DCA was based only on Axes 1 and 2, and modern environmental affinities of taxa (Correa-Metrio *et al.*, 2011b; Marchant *et al.*, 2002; Rzedowski, 1978; Challenger y Soberón, 2008). Taxa characteristic of coniferous forest (*Abies*, Cupressaceae, *Fraxinus*, *Picea*, *Pinus* and *Quercus*) clustered around the origin and mostly occupied the second and third quadrants of the joint plot (Fig. 3.3). Towards the first quadrant of the ordination, this association was progressively replaced by mesophyllous montane forest, mainly represented by *Alnus*, Apiaceae, *Carpinus*, Convolvulaceae, *Liquidambar* and *Ulmus* (Fig. 3.3). The upper-right side of the first quadrant was dominated by rather thermophilous taxa

(*Bursera*, Euphorbiaceae, Rubiaceae and Urticaceae), whereas the trend towards the lower part of the fourth quadrant was dominated by open vegetation (*Ambrosia*, Amaranthaceae and Arecaceae; Fig. 3.3). In summary, DCA Axis 1 represented the transition from closed canopy temperate vegetation in the negative extreme towards open associations on the positive side (Fig. 3.3). Axis 2 was, in turn, associated with relatively wet conditions on the positive side and dry conditions on the negative component, reflecting a moisture gradient. Although the environmental interpretation of axes is not a substantial part of the answer to our main question, it guarantees the ecological sense of the ordination, and therefore supports our conclusions.

The pattern produced by the ordination reflects the underlying ecological gradients, where high β and γ -diversity would result in long compositional gradients (Hill y Gauch, 1980; Correa-Metrio *et al.*, 2014). Overall, large axis length estimates were actually reflecting high vegetation biodiversity expressed in space and time (pollen samples spread along different geographic locations and time periods). Within the space defined by the DCA axes, modern samples never occupied more than 37% and 53% of the axes' lengths, respectively (Table 3.1, Appendix F). This finding suggests an important turnover of species in space and time widely recognized throughout modern vegetation (Rzedowski, 1978; Challenger y Soberón, 2008). Indeed, extreme scores often assigned to taxa along the four axes reflect high frequency of rare taxa (Appendix E). It was also noticeable that the distribution of modern samples along the DCA axes always covered a range smaller than that of fossil samples, suggesting that diversity of plant communities represented by the

modern pollen samples is a fraction of the variability that has taken place in the region through the late Quaternary.

3.5.1 Modern analogues and compositional turnover overtime

The 40 modern pollen spectra represent a wide variety of environments and vegetation types from central Mexico, representing xerophytic, evergreen, deciduous, temperate, alpine and cloud forests (Appendix B). Thus, our modern samples are punctual realizations of the continuous ecological space formed by the modern vegetation, where discrete limits between vegetation types are rarely observed (Rzedowski, 1978; Challenger y Soberón, 2008). Some of the regions sampled for modern pollen represent highly contrasting forest ecosystems that can be considered no analogue to each other. These extreme cases should be represented by maximum distances among modern pollen assemblages, and in contrast, samples from similar ecosystems would be represented by minimum distances. The mixture model applied to distances among modern samples allowed the identification of distance thresholds to evaluate the degree of analogy among pollen samples. Under the assumption of a Gaussian distribution of taxa along the environmental gradients, the estimated thresholds of 0.283 and 0.955 SD for the similar and dissimilar categories represent a compositional turnover of 11.3% and 36.7%, respectively (Normal probabilities enclosed by plus and minus half the estimated distance; Gauch and Whittaker, 1972). These apparently low compositional differences are the result of the low taxonomic resolution of pollen assemblages, which although reflecting diversity do so in an imperfect manner (*e.g.* Correa-

Metrio *et al.*, 2011b; Felde *et al.*, 2016). This issue is especially critical in central Mexico, where the highly diverse taxa such as *Pinus* and *Quercus* (Richardson, 1998; Nixon, 1993) are represented only by one pollen taxon each that represents on average 35.5% and 15.7% of the pollen counts, respectively. Considering these pollen–vegetation representativity issues in central Mexico, and the provenance of the modern samples, the thresholds identified by the Gaussian decomposition of distances are likely a good reflection of vegetation dissimilarities.

Distances to modern assemblages during the Pleistocene rarely exceeded the likely similar threshold (Fig. 3.5, Appendix G), implying that most vegetation arrangements from this period are represented in the modern regional vegetation. Nevertheless, no-analogue vegetation has been previously reported for western central Mexico during the Heinrich Stadials (HS) (Correa-Metrio *et al.*, 2012b). These stadials consisted of periods of time (between 1000 and 3000 yrs) during which massive ice discharges took place in the North Atlantic, causing major disturbances to the global climate system (Fig. 3.5, Appendix G). Such disturbances were associated with substantial changes in the northern Neotropical vegetation, which reflected extremely cold and dry conditions (*e.g.* González and Dupont, 2009; Correa-Metrio *et al.*, 2012b). The reported no-analogue vegetation through these time periods in western central Mexico was probably caused by fossil samples being compared with modern samples from the same basin, implying lack of analogy with respect to modern local ecosystems. Differently, compositional turnover reported here coincides with reported results from western central Mexico in turnover peaks matching HSs 1–5 (Fig.

3.5, Appendix G). These observations suggest that even though HSs in central Mexico were not associated with no-modern-analogue floras, they caused substantial regional-scale vegetation rearrangements. Given the persistence of high volcanic activity in central Mexico through the late Quaternary (Ortega-Guerrero y Newton, 1998; Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005; Torres-Rodríguez *et al.*, 2015), this has probably been another factor involved in promoting high ecological turnover through time.

Higher-elevation records showed important peaks of vegetation turnover after the inception of the Holocene (Fig. 3.5), a delayed response probably resulting from the timberline rising after the Milpulco-1 glacier event (10– 9 ka; Vázquez-Selem and Heine, 2004). Additionally, upslope migration of vegetation is a process that may lag climate change, mainly because of lack of stability of other environmental factors such as soil formation and moisture availability (Feeley *et al.*, 2011). Thus, the peak of ecological instability in the group of higher elevations between 10 and 8 ka was likely the result of a progressive thermophilization of the vegetation, which started with a lag because of regional glacier advances. Conversely, mid-elevation records showed ecological instability before the inception of the Holocene, mostly coinciding with HS-0 (also known as the Younger Dryas; Fig. 3.5). The lack of physical barriers for species migration in and out of this altitudinal belt probably facilitated the ecological response, coupled with the climatic dynamics of the Northern Hemisphere during the deglaciation. A similar process took place at the lower elevations, and, however, instability during the HS-0 was subtler (Fig. 3.5).

3.5.2 *The synthesis of modern forest ecosystems in central Mexico*

The Holocene was characterized by distances to modern beyond the likely dissimilar threshold in several instances, especially within the higher and lower elevational groups (Fig. 3.5). Nevertheless, the lack of synchrony in the appearance of no-analogue assemblages in the altitudinal groups with high ecological turnover rates suggests that no-analogues were the result of processes different to no-analogue climates (Williams y Jackson, 2007). Other factors such climate instability associated with the inception of high frequency of El Niño activity in the Pacific (Moy *et al.*, 2002), high volcanic activity (Ortega-Guerrero y Newton, 1998; Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005) and pervasive human occupation (McCaa, 2000) converged during the Holocene to create a highly variable regional vegetation mosaic. However, the effects of these factors seem to have been heavily modulated by the altitudinal gradients, leading to patterns of vegetation change that were asynchronous through the region.

Distances between modern and fossil assemblages dropped down to the similar category in the middle elevations at ~4 ka, whereas at higher and lower elevations the drop took place at ~2 ka (Fig. 3.5), implying the disappearance of no-modern-analogue communities. This result might point to the synthesis of the forest ecosystems represented by the modern sampling, likely containing a strong signal of human disturbance (Fig. 3.2, Appendix B). Although it is unlikely that human occupation from <4 ka to the present was as pervasive as today, it is probable that human settlements were located around water bodies (Coe y Koontz, 2008), producing pollen assemblages with abundant disturbance

elements. Thus, pristine ecosystems in central Mexico, understood as vegetation without a significant anthropogenic influence, were probably represented by early to mid-Holocene assemblages, implying a substantial cultural imprint on modern ecosystems.

It is notable that no-modern analogue communities were more common during the early and mid-Holocene, whereas the Glacial and the late Holocene seem to be represented within the modern ecological space (Fig. 3.5). The low distance of Pleistocene samples to the modern ecological space was likely a result of similar effects of environmental stress and human pervasive influence on vegetation assemblages. Cold and relatively dry conditions that characterized the glacial climates in central Mexico (e.g. Caballero *et al.*, 2010) posed ecophysiological constraints, mostly on the distribution of arboreal species. Anthropogenic clearing of the landscape for land reclamation and selective extraction of species are usually associated with impoverishment of the arboreal flora, and dominance of herbaceous taxa. Indeed, one of the most striking resemblances between middle and lower elevations pollen records of the late Pleistocene and the late Holocene is the high relative abundance of taxa such as *Amaranthaceae*, *Asteraceae*, *Ambrosia*, *Plantago* and *Poaceae* (Fig. 3.6), all of them associated with cold and dry climates and/or human occupation (Marchant *et al.*, 2002). In contrast, in the higher elevations, from the retreat of the glaciers at ~8 ka to ~2 ka, these taxa were more abundant, reiterating the affinity of these taxa with limiting environments. In any case, the coincidence of the period of high degree of modern analogy with the most intensive human occupation (Fig. 3.1 and 3.5) suggests a substantial anthropogenic legacy in the modern ecosystems of central Mexico.

Taxonomic difficulties with *Pinus* and *Quercus* in the pollen spectra could be masking vegetation diversity through the studied time. Thus, the diversity during the glacial time could be underestimated, assuming higher diversity of these genera in the vegetation. However, it has been proven that, although pollen represents vegetation in an imperfect way, there are positive relationships between pollen and vegetation richness and diversity (Felde *et al.*, 2016). Thus, our analyses do reflect general community diversity, and although percentages of *Pinus* and *Quercus* are dominant through the studied time period (Fig. 3.6), our conclusions are still supported by the multivariate character of the data.

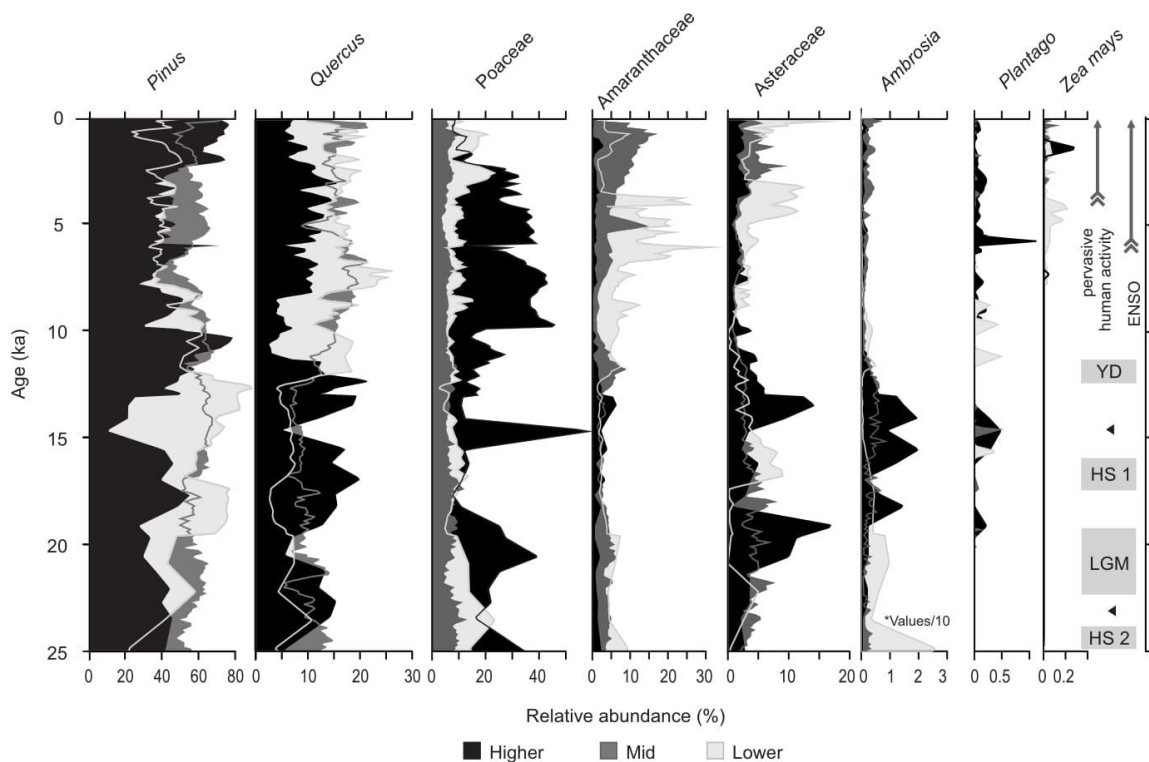


Fig. 3.6 Relative abundance of selected taxa. Relative abundances were calculated as the average from all records belonging to a same category (i.e. higher, middle and lower elevation records).

3.6 Conclusions

According to our results, the scenario we hypothesized for late Pleistocene vegetation analogy to modern (Fig. 3.1) must be rejected because most of the glacial vegetation assemblages are represented in our modern data set. From early to mid-Holocene, the high frequency of no-modern assemblages implies that some forest ecosystems that existed in central Mexico though this time period disappeared around 2000 yrs ago. The coincidence of the substantial increase of human populations with the disappearance of no-modern analogue assemblages supports the hypothesized scenario, where human occupation has played an important role in shaping modern vegetation (Fig. 3.1). However, *Zea mays* pollen, an unambiguous indicator of human presence, appeared in some of the records as early as 7 ka (Fig. 3.6), pointing to the fact that the effect of people that became apparent between 4 and 2 ka might have been the final result of a process that started much earlier. As cultural occupation of the landscape advances technologically, the decrease of land use per capita is offset by population growth (Kaplan *et al.*, 2011).

High resemblances among modern and late Pleistocene pollen spectra from the area indicate that the forest ecosystems that occupy the area today are not an exclusive feature of human occupation. Whereas vegetation composition and structure during the glacial time (before 11 000 ka) probably resulted from ecophysiological constraints imposed by regional climates, the human legacy has been associated with selective pressures on forest composition and structure. Under both scenarios a landscape homogenization is evident,

implying that vegetation temporal turnover is not per se a threat to ecosystems. However, the modern homogenization processes have been accompanied by loss of ecosystem connectivity, which might be the major threat for future vegetation diversity.

CAPÍTULO IV

4. DINÁMICA ESPACIOTEMPORAL DE LA VEGETACIÓN DEL CUATERNARIO TARDÍO EN EL CENTRO DE MÉXICO

(Artículo publicado)

Review of Palaeobotany and Palynology 250 (2018) 44–52



Contents lists available at ScienceDirect

Review of Palaeobotany and Palynology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/revpalbo



Late-Quaternary spatiotemporal dynamics of vegetation in Central Mexico



Dayenari Caballero-Rodríguez ^{a,*}, Alexander Correa-Metrio ^b, Socorro Lozano-García ^b, Susana Sosa-Nájera ^b, Beatriz Ortega ^c, Yajaira Sanchez-Dzib ^a, Karla Aguirre-Navarro ^d, Aida Sandoval-Montaño ^e

Resumen

El centro de México alberga un ambiente complejo con amplios gradientes topográficos, climáticos y biológicos. Las cuencas lacustres distribuidas a través de la región han sido la fuente de cuantiosas reconstrucciones paleoambientales y representan una oportunidad excepcional para el estudio de las dinámicas de recambio de la vegetación a través del

tiempo y el espacio. Se ordenaron en total de 1397 muestras de polen moderno y fósil mediante un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) a fin de caracterizar el espacio ecológico regional. Los puntajes del eje 1 resultante del DCA estuvieron relacionados con un gradiente de cobertura forestal. Para generalizar la interpretación de los registros analizados y dado el claro patrón altitudinal mostrado por las muestras modernas, las interpretaciones paleoambientales se hicieron agrupando los registros fósiles de acuerdo con su elevación. Las distancias euclidianas entre los puntajes de los sitios fueron usadas como estimadores de la distancia ecológica y examinados desde dos aproximaciones diferentes para observar la dinámica de recambio a diferentes escalas espaciales: (i) recambio a través del tiempo; y (ii) distancia ecológica versus distancia geográfica. Se encontró que la dinámica regional del Cuaternario tardío estuvo impulsada principalmente por eventos climáticos globales, mientras que el Holoceno estuvo caracterizado por factores más locales como el régimen de precipitación y los patrones de ocupación humana. Se observó una fuerte modulación local en la dinámica de recambio. Se concluye que un registro palinológico produce resultados repetibles dentro de un radio de 50 km, considerando un recambio composicional máximo del 50 %.

Abstract

Central Mexico exhibits a complex environment with wide topographic, climatic, and biological gradients. Lacustrine basins distributed along the region have been the source for numerous paleoenvironmental reconstructions, representing an exceptional opportunity for studying vegetation turnover dynamics across time and space. A total of 1397 fossil and modern pollen samples were ordinated through a Detrended Correspondence Analysis (DCA) to characterize the regional ecological space. Resulting DCA Axis 1 scores were related to a forest cover gradient. Aiming to generalize the interpretation of the analyzed records and given the clear altitudinal pattern shown by modern samples, paleoenvironmental interpretations were performed grouping fossil records according to their elevation. Euclidean distances among sites scores were used as estimators of ecological distance and summarized from two different approaches to observe turnover dynamics at different spatial scales: i) local turnover through time, and ii) ecological versus geographic distance. The regional late Quaternary vegetation dynamics were found mostly driven by global climatic events, whereas the Holocene was marked by more local factors such as precipitation regime and human occupation patterns. Strong local modulation in turnover dynamics was observed in the region. Additionally, we conclude that a palynological record produces results that are repeatable within 50 km, considering a maximum compositional turnover of 50 %.

4.1 Introduction

The geological and biological nature of central Mexico has favored the development of steep environmental gradients that have in turn resulted in an intricate mosaic of vegetation types (Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978; Challenger y Soberón, 2008; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). Climate plays a major role as determinant of vegetation composition, although topography, soil and historical features also exert strong influence over the distribution of plant populations (Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017; Rzedowski, 1978). The heterogeneous regional landscape harbors steep environmental gradients that allow vegetation turnover at relatively small spatial scales. Ecological responses of species to climate change have modulated their long-term persistence and their spatial distribution (Gajewski, 1993; Jackson y Overpeck, 2000; Magurran y Henderson, 2010). Ecological turnover, understood as the change in composition and abundance of species within communities, is the product of differential population capabilities to either tolerate changes in environmental conditions or migrate to new habitats (Jackson y Overpeck, 2000). At geological-to-ecological time scales, plant communities of central Mexico have been highly dynamic, displaying changes driven by climate and human activities (*e.g.* references in Table 4.1). Although some studies from the region have emphasized the temporal structure of ecological turnover (*e.g.* Figueroa-Rangel *et al.*, 2008; Correa-Metrio *et al.*, 2013; Lozano-García *et al.*, 2013; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017), there is still a lack of a unified framework to improve our understanding of regional climate dynamics using information

from local reconstructions. Thus, in this study we explore the ecological turnover dynamics of central Mexico through space and time, from three different approaches: *i)* the regional response of vegetation to environmental changes through the late Quaternary; *ii)* the local and regional environmental patterns reflected by the sedimentary evidence; and *iii)* patterns of change through geographic distances.

Table 4.1. Fossil records included in this study and their references (modified from Caballero-Rodríguez et al., 2017). Loc = location in Fig. 4.1; Core = locality where the fossil record was extracted (see abbreviations in Fig 4.1); Elev = elevation; TS = Time span of the record; NS = number of samples analyzed per core.

| Group | Loc | Core | Lon (° N) | Lat (°W) | Elev (m asl) | TS (ka) | NS | Reference |
|-------------------|-----|------|-----------|------------|--------------|---------|-----|--|
| Highlands | 1 | MRA | 19°12.21' | 98°39.34' | 3860 | 9.7 | 45 | Lozano-García and Vázquez-Selem (2005) |
| | 2 | COF | 19°30.07' | 97° 09.31' | 3717 | 12.9 | 46 | Aguirre-Navarro (2013) |
| | 3 | CHG | 19°10' | 99°32' | 2570 | 27.6 | 54 | Lozano-García et al. (2005) |
| Middle elevations | 4 | TXA | 19°30' | 99°00' | 2330 | 45.5 | 54 | Sandoval-Montaño (2000) |
| | 4 | TXB | 19°30' | 99°00' | 2330 | 32.8 | 75 | Lozano-García and Ortega-Guerrero (1998) |
| | 5 | CHB | 19°15' | 99°00' | 2200 | 28.5 | 106 | Lozano-García et al. (1993) |
| | 5 | CHD | 19°15' | 99°00' | 2200 | 25.7 | 118 | Lozano-García and Ortega-Guerrero (1994) |
| | 5 | CHE | 19°15' | 99°00' | 2200 | 20.2 | 149 | Correa-Metrio et al. (2013) |
| | 6 | ZIR | 19°27.12' | 101°44.67' | 2075 | 11.4 | 72 | Lozano-García et al. (2013) |
| | 6 | ZIA | 19°27.12' | 101°44.67' | 2075 | 16.7 | 88 | Torres-Rodríguez et al. (2012) |
| | 7 | PAT | 19°36' | 101°65' | 2044 | 48.2 | 64 | Watts and Bradbury (1982) |
| Lowlands | 8 | ZCP | 19°50' | 101.°40' | 1970 | 53.3 | 58 | Correa-Metrio et al. (2012b) |
| | 8 | ZCA | 19°50' | 101.°40' | 1970 | 19.5 | 52 | Correa-Metrio et al. (2012b) |
| | 8 | ZCX | 19°50' | 101.°40' | 1970 | 8.6 | 94 | Correa-Metrio et al. (2012b) |
| | 9 | CUI | 19°55' | 101°10' | 1880 | 130 | 179 | Israde-Alcántara et al. (2010) |
| | 10 | TAC | 19°12.7' | 101°27.5' | 1680 | 9.1 | 81 | Sanchez-Dzib (2011) |
| | 11 | CAT | 19°30' | 95°00' | 340 | 7.8 | 22 | Byrne and Horn (1989) |

4.2 Study area.

The region of central Mexico encompasses a unique pattern of vegetation owing to its long and complex geologic and ecological history (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). The most prominent topographic feature in this region is the Trans-Mexican Volcanic Belt (TMVB), a geological province characterized by a ~1000 km long active volcanic ridge that extends longitudinally between 18° and 22° N from the Gulf of Mexico to the Pacific Ocean (Ferrari *et al.*, 2012). It covers an area of 160 000 km² and its activity has formed a series of mountains rising above 5000 m a.s.l. (Ferrari *et al.*, 2012). The wide altitudinal range produces a steep temperature gradient with annual mean temperatures that vary from 5 °C at the highest mountains to 29.5 °C along the coastlines (Hijmans *et al.*, 2005). The humidity regimen displays a monsoon pattern mostly driven by the Inter-Tropical Convergence Zone (ITCZ) (Mosiño-Alemán y García, 1974), where abundant summer rain falls over most of the territory. The dry winter is only interrupted by occasional rain associated with cold fronts from northern latitudes (Mosiño-Alemán y García, 1974; Hijmans *et al.*, 2005). The El Niño Southern Oscillation (ENSO) induces extra inter-annual variability on the precipitation regime. During the warm phase of ENSO, precipitation diminishes over the area with heterogeneous regional effects that might also differ among events (Magaña *et al.*, 2003). Moreover, the steep topography produces a rain shadow effect, preventing some areas from receiving humidity and producing inland deserts in the area (Mosiño-Alemán y García, 1974; Hijmans *et al.*, 2005; Rzedowski, 1978). Biologically,

the region lies within the limit of the Nearctic and Neotropical biogeographic realms (Udvardy, 1975), causing these two floras to interact on a steep terrain, producing a puzzle-like pattern of ecosystems. The result is a modern vegetation pattern that ranges from xerophytic shrublands and tropical rainforest in the coastal lowlands, to alpine forest and grasslands at the higher inland (Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978; Challenger y Soberón, 2008).

Several lacustrine basins occur within this region where numerous studies have reconstructed environmental dynamics through millennial scales (*e.g.* Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017 and references in Table 4.1). These reconstructions have notably contributed to understanding vegetation changes through the late Quaternary, especially concerning major climatic changes and human impact. The research presented here integrates available palynological records to provide a common framework to evaluate the regional scope of vegetation turnover. Our main questions to address the topic are: *i*) How have plant communities responded to the major environmental changes through the late Quaternary at regional scales? *ii*) How much ecological turnover has taken place at regional and local scales? And *iii*) Is the ecological turnover between localities, associated with the geographic distance between them, or alternatively is it the result only of differences in local conditions?

4.3 Methods

4.3.1 Palynological data analysis.

A dataset was integrated with previously published both fossil and modern pollen records from the TMVB (between 95° and 105° W; and from 18° to 22° N; Neotoma Paleocological Database, 2015; and personal communications of the authors in Table 4.1). Modern data consisted of 40 samples recovered from lacustrine surface sediments (Correa-Metrio *et al.*, 2013a; Appendix B) within the TMVB (Fig. 4.1). The fossil samples were composed of 17 pollen records from sedimentary sequences within the same geographical extension (Appendix A). Stratigraphically consistent radiocarbon ages, and time spans longer than 6 ka BP (to ensure the record contained vegetation records without human impact) were basic criteria to include fossil records in this study (Table 4.1 and Fig. 4.1). Chronologies were homogenized by calibrating the originally reported radiocarbon dates using the IntCal13 curve (Reimer *et al.*, 2013), and estimating a Bayesian depth-age model for each sedimentary sequence using Bacon (Blaauw and Christen, 2011; Appendix H). Spores and aquatic taxa were excluded from all analyses. Pollen counts from both modern and fossil records were taxonomically standardized, and the relative abundance was calculated based on the total pollen sum. The final dataset consisted of a total of 1397 samples with 251 pollen taxa, including unknown pollen morphotypes. A Detrended Correspondence Analysis was performed (DCA; Hill and Gauch, 1980), downweighting rare taxa to avoid overestimation of dissimilarity among samples (Eilertsen *et al.*, 1990). The ecological

framework of the ordination was examined by weighting the abundance of each taxon in the modern records by the environmental parameters (mean annual temperature and total annual precipitation) recorded for each locality (Hijmans *et al.*, 2005). The resultant weighted values of temperature and precipitation were then compared against DCA species scores of Axis 1 and 2, respectively, through a non-parametric regression (LOESS regression; Cleveland and Devlin, 1988).

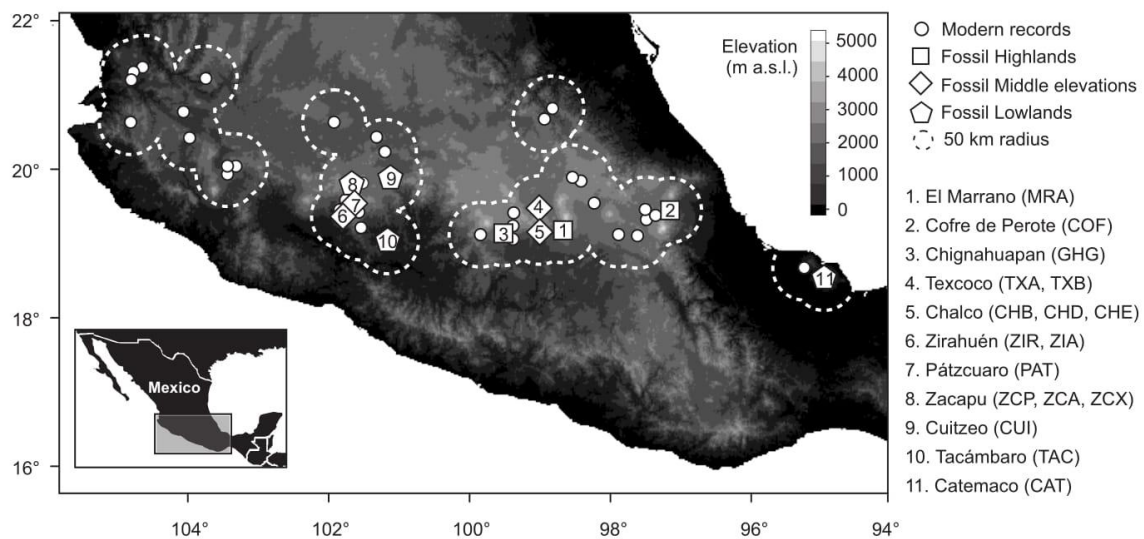


Fig. 4.1 Central Mexico altitudinal map showing modern (polygons) and fossil localities (circles) included in this study, and 50 km radius (dashed circles) for “palynological units”.

4.3.2 Regional reconstructions

Fossil records were binned into three altitudinal categories, namely Highlands, Middle elevation lands, and Lowlands (following Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017; Table 4.1). Three records located above 2500 m asl (El Marrano [MRA], Cofre de Perote [COF] and Lake Chignahuapan on the Lerma basin [CHG]) formed the Highlands record; the second category, the Middle elevations record was composed of eight records located between 2000 and 2500 m asl (Lake Texcoco cores A and B [TXA and TXB], Lake Chalco cores B, D and E [CHB, CHD and CHE, respectively], two records from Lake Zirahuén [ZIR and ZIA] and Lake Pátzcuaro [PAT]); the third category, named Lowlands, was composed of six records located below 2000 m asl (three cores from Lake Zacapu [ZCP, ZCA and ZCX], and Lakes Cuitzeo [CUI], Tacámbaro [TAC], and Catemaco [CAT]). Site scores obtained through the DCA ordination were then averaged within groups per time slice of 200 years to perform regional reconstructions. We selected this time span because besides it coincided with the most frequent time interval between contiguous samples in the analyzed fossil records, but more importantly because it represents the average time of a generation of trees (Hartshorn, 1980). Thus, we expect abrupt environmental changes to fully express in vegetation within this time window (Hughen *et al.*, 2004).

4.3.3 Estimation of ecological turnover.

The Euclidean distances among all sites scores were calculated using the first four axes of the DCA ordination. These values were considered estimators of the ecological turnover represented by the compositional differences in the pollen assemblages from different samples, either fossil or modern (Correa-Metrio *et al.*, 2014; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017). Distances among samples were summarized through non-parametric probability density functions addressing two different questions: (i) the amount of turnover within each record and within groups along the late Quaternary; and (ii) ecological turnover versus geographic distance among records, grouping samples at 10 km intervals, regardless of time. Mean probabilities values were calculated for each interval as indicators of average turnover. All analyses were performed using R (R Core Team, 2017) especially packages 'vegan' (Oksanen *et al.*, 2012) and 'mixtools' (Benaglia *et al.*, 2009).

4.4 Results and Discussion

4.4.1 DCA ordination

The ecological space defined by the DCA ordination produced a common framework to explore the ecological turnover and changes across both modern and fossil records (Fig. 4.2). Within the ordination of samples, modern sites displayed a pattern clearly dominated by their altitude (Fig. 4.2a). While modern samples from the highest localities were clustered mostly on the third quadrant, close to the origin of the correlation plane, lower elevation samples spread towards the first quadrant, becoming more disperse as elevation decreases. This result supports the idea that elevation and therefore temperature exerts a strong influence on the ecological structure of vegetation in central Mexico, as previously reported (Zacarías-Eslava y del Castillo, 2010; Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978). High montane ecosystems are characterized by cold and dry conditions, resulting in a very limiting environment where only either highly specialized or generalist taxa succeed, resulting in low vegetation diversity (Rzedowski, 1978; Challenger y Soberón, 2008). As elevation decreases, more moisture and heat become available, causing an increase in vegetation diversity. This pattern is likely associated to the cone-like distribution of modern samples in the DCA (Fig. 4.2a), where there is an apparent negative relationship between elevation of modern systems and dispersion of samples in the ordination.

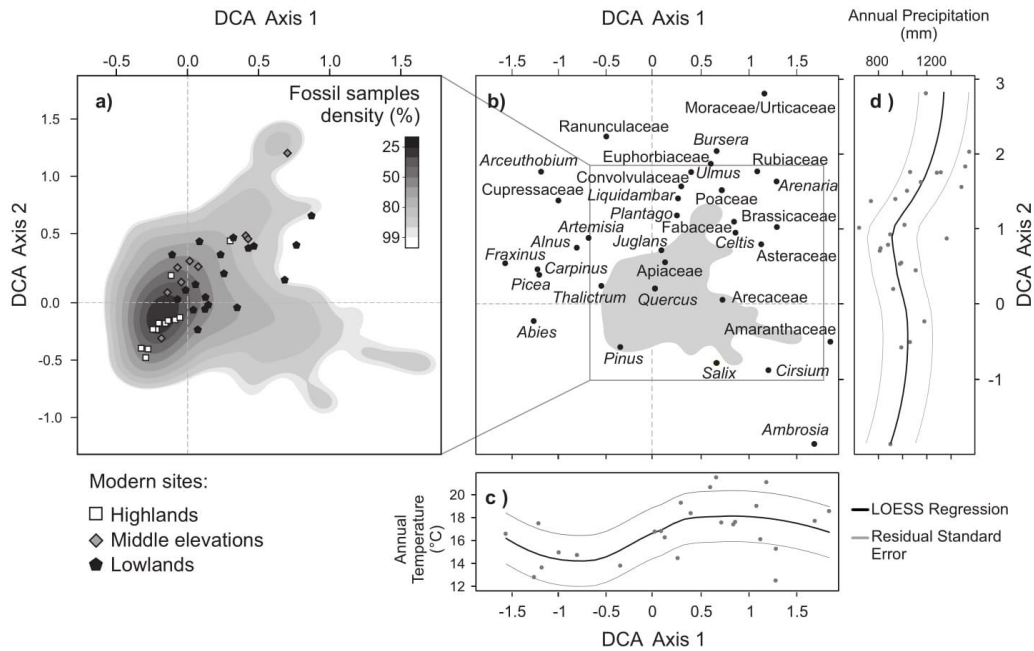


Fig. 4.2. DCA Axis 1 and 2 for: (a) Samples (sites scores), modern samples (polygons) are highlighted according their elevation: Lowlands (beneath 2000 m a.s.l.), Middle elevations (between 2000 and 2500 m a.s.l.) and Highlands (above 2500 m a.s.l.); and density of fossil records (in shadows). (b) Taxa (species scores), for reasons of display showing only those taxa with presence above 0.1% in at least 5% of the samples. (c) LOESS regression of weighed taxa scores and mean annual temperature. (d) LOESS regression of weighed taxa scores and annual precipitation.

The taxa ordination was examined in terms of ecological affinities (after Miranda and Hernández-X, 1963; Rzedowski, 2006; Challenger and Soberón, 2008) to produce a climatic interpretation of the ecological space (Fig. 4.2b). Termophilous taxa (*Bursera*, Euphorbiaceae, Rubiaceae, and Moraceae-Urticaceae) showed high positive values in both axes, being grouped on the first quadrant of the taxa scatter plot. Towards the second quadrant, the association was progressively replaced by mesophyllous montane forest taxa, mainly represented by *Alnus*, Apiaceae, *Carpinus*, Convolvulaceae, *Liquidambar* and *Ulmus*.

The left side of the plane was occupied by taxa characteristic of coniferous forest (*Abies*, Cupressaceae, *Fraxinus*, *Picea*, *Pinus*, and *Quercus*). In the fourth quadrant taxa usually associated with open vegetation (*Ambrosia*, Amaranthaceae, and Arecaceae) were grouped. In summary, the ordination produced a recognizable ecological gradient through the first two axes of the DCA (Fig. 4.2b), from closed canopy temperate vegetation (negative values) towards open associations (positive scores). Positive non-linear relationships were evident between DCA axes 1 and 2 for taxa scores and the weighted mean annual temperature and annual precipitation, respectively. LOESS regressions produced residual standard errors of 2.23 and 204.6 for temperature (°C) and precipitation (mm/year) respectively (Fig. 4.2c and d). Nonetheless, there was also a noticeable correlation between Axes 1 and 2 scores in modern samples ($r = 0.778$; $P < 0.001$), and even higher in fossil records of the highlands ($r = 0.965$; $P < 0.001$). A plausible explanation for this correlation is the presence of simplified ecosystems in both modern and highland records, probably caused by human activities and adverse environmental conditions for vegetation, respectively (Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017). Conversely, correlations between axes in Lowlands and Middle elevation records did not display the same pattern ($r = 0.009$ and 0.116 , respectively). Higher topographic and biological heterogeneity could induce more diverse floristic assemblages and therefore, more complex responses to environmental change. This scenario explains the wider diversity of past landscapes in these regions, expressed as a more extended dispersion of fossil samples on the DCA scatter plot (Fig. 4.2a).

4.4.2 Reconstructions of regional environments

Splitting the records into the three altitudinal categories allowed the generalization of results at regional scale and the identification of patterns of change. As the signals of temperature and precipitation were found to be mixed, hindering the interpretation of DCA axes separately, only Axis 1 was considered for the environmental reconstruction. In general terms, the Holocene was more variable than the Pleistocene in the Middle elevations and the Lowlands (Fig. 4.3). The opposite occurred in the Highlands, where the Holocene signal was flatter than the Pleistocene. However, this latter finding might have been an artifact of the increasing number of records that cover the Pleistocene-Holocene transition. Millennial-scale climatic events of global scope such as Heinrich Stadials and the Younger Dryas have been reported as having a systematic effect on the vegetation of the region and neighboring areas (*e.g.* Correa-Metrio *et al.*, 2012a; Correa-Metrio *et al.*, 2012b). However, according to our results, these events did not show a systematic effect on the vegetation of the analyzed elevational belts. This pattern could be a result of the specificity of each location regarding their reaction to global climate changes, as well as the specific nature and duration of each one of these events (*e.g.* see Sánchez-Goñi and Harrison for Heinrich Stadials, 2010; Mix *et al.*, 2001 for the last glacial maximum; Svensson *et al.*, 2008 for the Younger; and Peterson *et al.*, 2000; Hodell *et al.*, 2008 for their consequences on the precipitation regimes of the Neotropics). Nevertheless, we consider the analyzed evidence to be insufficient for drawing any conclusion regarding the effect of these millennial-scale events on the regional vegetation. The main difficulty with the available dataset is the poor

time resolution available within the temporal context of each one of these events. It is, however, noteworthy the larger amplitudes of ecological turnover observed in the Lowlands (note the change on scales in plots in Fig. 4.3), probably resulting from three main causes: (i) substantially higher vegetation diversity in the lowlands (Rzedowski, 1978); (ii) higher topographic diversity in the highlands and therefore presence of microhabitats suitable for persistence of taxa through times of environmental hardship (Bush, 2002; Rull, 2009); and (iii) climatic changes in the Middle elevations and Highlands being offset by shorter migration distances, and consequently subtle changes in the pollen spectra associated with vegetation from these areas (Correa-Metrio *et al.*, 2013a).

The Holocene has been marked by higher variability of DCA scores in the Middle elevations and Lowlands (Fig. 4.3). Different forcing factors such as ENSO and human activities seem to have affected the vegetation since, albeit their effects were uneven among altitudinal categories. In the Highlands, the signal switched from a highly variable pattern during the Pleistocene to a more confined variability through the Holocene, with a trend towards a denser forest cover until around 2 ka BP. Meanwhile, in the Middle elevations, DCA scores revealed predominantly closed forest through the glacial period that persist until the present, with appearances of open vegetation becoming more frequent in the mid and late Holocene. In turn, vegetation from the Lowlands was apparently open and highly variable during the Holocene (high DCA scores; Fig. 4.3). Local modulation of the climatic signal might have become a determinant factor of vegetation response through the Holocene, once the glacial ended and climatic conditions ameliorated.

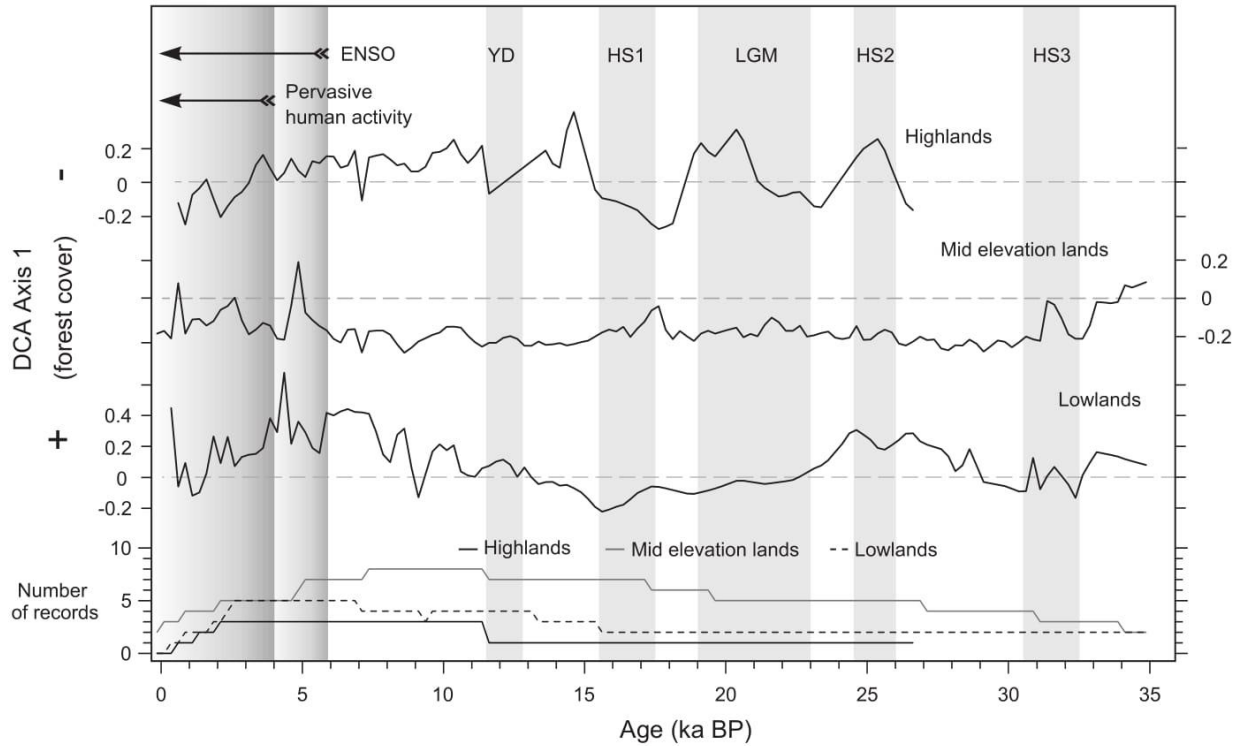


Fig. 4.3. Regional reconstruction of late Quaternary based on the average values of DCA Axes 1 scores. Note the differences in scales among records.

The early-Holocene (10 to 7 ka BP) was characterized by a gradual increase of DCA scores in the Lowlands, suggesting a trend towards open landscapes, a pattern that is probably the result of the reduction of taxa representative of temperate forest (mainly *Abies*, *Pinus* and *Picea*) under the rising temperatures of the Holocene (Haug *et al.*, 2001). Conversely, the same period in the Highlands was denoted by a slight decrease in DCA scores, probably reflecting the afforestation of the alpine grasslands that were occupying the area. The glacial retreat and the subsequent movement of the tree line from 3500 m

a.s.l. during the LGM towards its current position at 4500 m a.s.l. (Lachniet y Vázquez-Selem, 2005; Caballero *et al.*, 2010) might have caused this vegetation change. However, processes such as ecological succession, permafrost remaining or soil formation, may have played a role in the delayed response of the vegetation (Herzschuh *et al.*, 2016).

The mid-Holocene (7 to 4 ka BP) was characterized by a generalized high variability of DCA scores, implying important changes in the ecological structure of plant communities. Such strong instability has been previously reported for the region (Metcalf *et al.*, 2000). This pattern was probably a consequence of the changes in the humidity regime caused by the onset of the ENSO about 6 ka BP (Moy *et al.*, 2002), which introduced substantial inter-annual variability to regional climates (Magaña *et al.*, 2003). Through the last 4 ka BP, differential patterns of human occupation have modified vegetation structure at both local and regional scales (Feliciano, 2000; McCaa, 2000; Coe y Koontz, 2008; Figueroa-Rangel *et al.*, 2008; Park *et al.*, 2010; Lozano-García *et al.*, 2013). Moreover, DCA scores in Middle elevations increased progressively towards present, indicating a dominance of disturbed forests resulting from the increasing human population (Feliciano, 2000; McCaa, 2000; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017). Seemingly, the least affected regions were the Highlands, coinciding with the historic accounts of human occupation of the area (Feliciano, 2000; McCaa, 2000; Coe y Koontz, 2008). Indeed, open vegetation increased at 2.5 and 0.7 ka, matching documented human population expansions (McCaa, 2000). More recently, after the European arrival (~1500 C. E.), DCA scores at the three sub-regions showed a recovery

of vegetation cover, probably a product of documented declining populations (Pollard, 2005; Mann, 2006; Lozano-García *et al.*, 2013).

4.4.3 Local ecological turnover

Comparisons between samples totaled 1 951 609 and showed Euclidean distances varying between 0.001 to 3.674 standard deviations (SD, mean 0.637). As the observations were derived from 1397 samples described in terms of 251 taxa, the degrees of freedom ascended to 1146. Therefore, it was possible to use the probabilities associated with the quantiles of a standard normal distribution to the ecological turnover associated with the calculated DCA distances (Zar, 1999). Accordingly, a 50 % of the total variation can be found within a range of 0.67 SD, and 95 % of the variation is associated with a range of 1.96 SD around the mean. Likewise, in the distribution of ecological distances, a magnitude of 0.67 SD would represent 50 % of compositional turnover, and distances above of 1.96 SD could be interpreted as 95 % of turnover (i.e. a complete renewal of taxa considering $\alpha= 0.05$). Given the macro-scale character of this study, we took 50 % of taxa renewal as the similarity boundary and as an optimal threshold to compare palynological communities.

The distribution of modern distances (Fig. 4.4, top) had a similar mean (0.643) and shape compared to the total distances (modern and fossil combined). Such distances barely reached the threshold of 95 % of turnover, suggesting that modern records share a certain

degree of similarity in composition, probably owing to homogenization caused by pervasive human occupation at the sampling points. Distribution curves from the individual fossil records displayed more diverse patterns (Fig. 4.4). Most of the probability curves showed unimodal distributions and ecological turnover concentrated predominantly below 50 % regardless of time span or number of samples within records (Tab 4.1). Neither latitudinal nor longitudinal patterns were evident among records, even though most of the curves from a single basin displayed similar distributions (*e.g.* Chalco, Texcoco and Zirahuén). Therefore, it was possible to assume a strong modulation by local conditions over the vegetation, whether attenuating or enhancing changes on the communities. Compact right-skewed distributions were interpreted as relatively stable localities, as short distances among records denote comparatively minor vegetation changes through time; this situation was prevalent in records from the Middle elevations. Nonetheless, the combined probability curve from the Middle elevation lands was not as compact (Fig. 4.4). Little ecological turnover within basins and larger distances among localities suggest a high diversity of Middle elevation ecosystems with relatively stable community dynamics, presumably as a result of local modulation. As mentioned in section 4.2, topography might play a role attenuating changes in plant communities contributing to stabilize the assemblages. Conversely, some records displayed wide probability distributions that reached distances above 2 SD for a total vegetation turnover at least once during the time span of the records. This condition can be observed in five individual records (Fig. 4.4), namely El Marrano, Chalco, Cuitzeo and two cores from Lake Zacapu (MRA, CHE, CUI, ZCP

and ZCX, respectively). Such large ecological distances between assemblages from different moments within the same locality reflect profound ecosystem transformations that were interpreted in the original references as attributable to the inception of the Holocene (Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005; Israde Alcántara *et al.*, 2010; Correa-Metrio *et al.*, 2012b; Correa-Metrio *et al.*, 2013a).

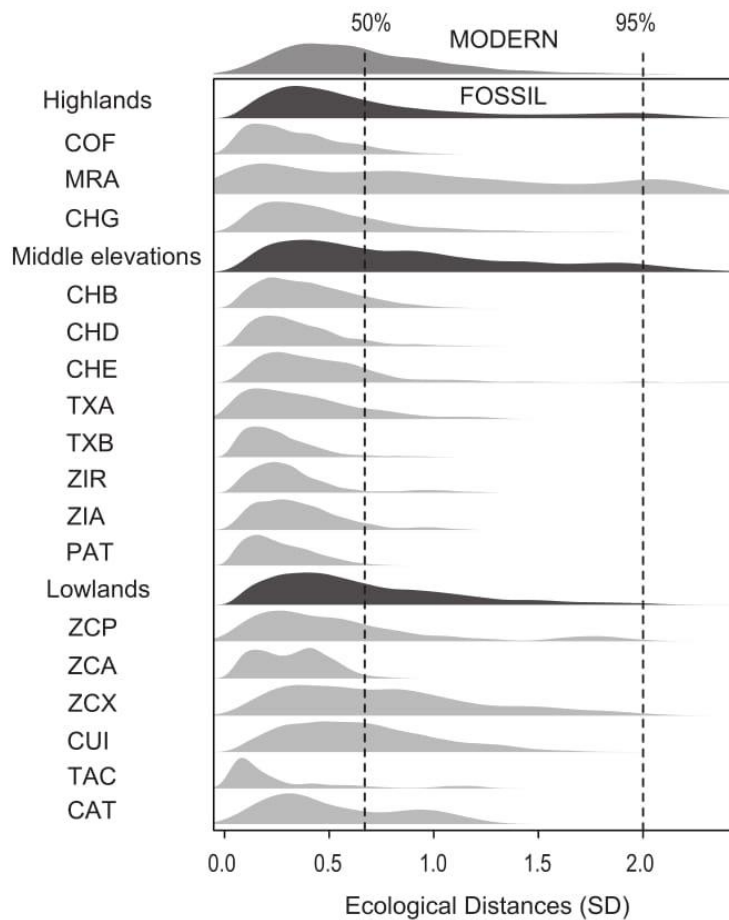


Fig. 4.4. Ecological distances (probability density curves) within modern (top) and fossil records. Highlands comprise three records located above 2500 m a.s.l., Middle elevation is the group that contains eight records located between 2000 and 2500 m a.s.l. and the Lowlands contains six records located below 2000 m a.s.l. (see methods).

4.4.4 Ecological vs geographic distance

Geographic distance among records varied from zero to 715 km. Because pollen records were not homogeneously distributed over the territory, some of the proposed 10 km intervals did not encompass sufficient records to perform the analyses. Only 33 discrete intervals contained enough data to estimate the curves of probability density. Localities closer in space exhibited narrower and right-skewed distributions of their ecological distances, whereas records more distant in space showed wider distributions relatively far from zero (Fig. 4.5). Moreover, corresponding mean turnover values did not exceed 50 % of turnover at distances below 50 km, whereas means were predominantly above 0.67 SD between localities separated by more than 50 km, especially between records separated by more than 390 km. However, care should be taken given the significant reduction in the number of comparisons included at these intervals (Fig. 4.5, right panel). These results provide insights about the spatial breadth that a palynological unit could reach within the TMVB in modern or fossil interpretations. Accordingly, a pollen sample within central Mexico compared with any other sample within a 50 km radius would be expected to share at least 50 % of their composition (dashed circles in Fig. 4.1). Hence, a “palynological unit” in terms of the central Mexico region, would reach an area of 7854 km². Given that topography is the main determinant factor of ecological structure in Mexico (Rzedowski, 1978; Challenger y Soberón, 2008; Zacarías-Eslava y del Castillo, 2010), it is implicit that several microhabitats occur within each locality, explaining the ecological variability contained within the 50% of taxa compositional turnover. This spatial scope represents a

good starting point in the prospection of ecological structure dynamics at macro-scale. Moreover, it provides a spatial scope to existent and future paleoenvironmental reconstructions within this region, facilitating comparisons among records and the modeling of past vegetation dynamics. Also, the approach can be useful for identifying locations with potential different assemblages, solving gaps in sampling, which is of particular interest in analogy based analyses (Gavin *et al.*, 2003; Williams y Jackson, 2007).

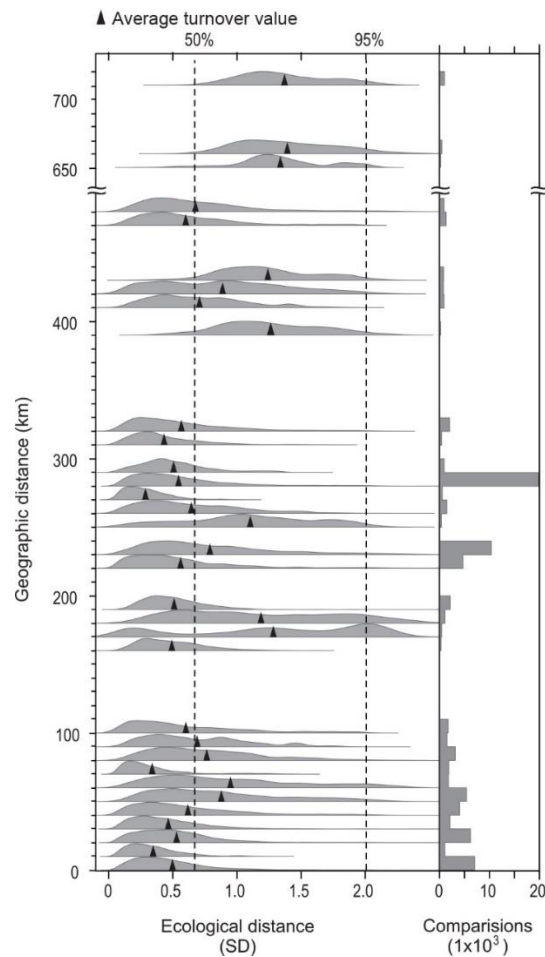


Fig. 4.5. Ecological distances (density of probability curves) within modern (top) and fossil records.

4.5 Conclusions

Through the use of DCA it was possible to capture the ecological structure from palynological records. Ordination of taxa on the DCA showed ecological correspondence with a forest cover gradient. The structure of the ordination was notably influenced by the elevation patterns of modern samples. The close non-linear relation of the ordination with temperature and precipitation was also remarkable, albeit it was not possible to disentangle them. Regional reconstructions of TMVB vegetation suggested that some changes during the late-Pleistocene coincided with global climatic events, but the evidence we introduce does not support a systematic response of regional vegetation types to global climatic variability. During the Holocene more spatially restricted phenomena such as the inception of ENSO and human occupation seem to have driven vegetation turnover, with differential effects dependent upon altitude.

Euclidean distances derived from DCA scores are a useful tool in the estimation of vegetation turnover. The ecological space revealed by this approach pointed to simplified ecosystems in the modern record and in the fossil records from the Highlands. Vegetation dynamics through time were found to be strongly modulated by local conditions. This observation derived from differences in vegetation stability among contemporary records. Furthermore, the comparison of geographical and ecological distances suggests that local effects on palynological assemblages within the TMVB have a maximum scope of 50 km.

Within this threshold, vegetation turnover remains below 50%. Thus, the geographic scope of a palynological reconstruction covers a maximum area of $\sim 7854 \text{ km}^2$.

CAPÍTULO V

5. PATRONES ESPACIALES DE CAMBIO EN LA VEGETACIÓN DEL CENTRO DE MÉXICO DURANTE EL CUATERNARIO TARDÍO

(Artículo en preparación)

Resumen

La diversidad de ecosistemas en México está fuertemente ligada al clima y a su historia biológica que, a su vez, dependen en gran medida de las características topográficas de la región. En este estudio se incluyeron las características geomorfológicas para elaborar un modelo geoespacial basado en los ensambles polínicos del Cuaternario tardío, con el fin de observar la dinámica espacial de cambio ambiental a través de los últimos 23 ka. Tomando como base un análisis de correspondencia sin tendencia aplicado a 1564 ensambles polínicos (40 registros modernos y 20 secuencias fósiles), e interpolando los datos modernos mediante un análisis geoespacial, fue posible modelar una superficie de

respuesta suficientemente sensible para capturar las diferencias entre la mayoría de los tipos de vegetación potencial reportados en la región. También se encontró una segregación parcial de los tipos de vegetación a lo largo de uno de los ejes de la ordenación. Se determinaron cinco categorías de ambientes posibles para reconstruir la historia ambiental de los últimos 23 ka. A partir de las reconstrucciones ambientales, se detectó una continuidad espacial de los ecosistemas durante los últimos 3 ka. Sin embargo, se encontró que las relaciones geoespaciales no se conservan en periodos de tiempo más antiguos, excepto alrededor de 12 ka AP, cuando la presión ambiental ejercida por el enfriamiento abrupto conocido como Younger Dryas afectó de forma extensiva a toda la región, produciendo un patrón espacial similar al observado en los paisajes modernos.

5.1 Introducción

En México existe una gran diversidad de ecosistemas que se distribuyen en un intricado mosaico cuyo patrón obedece a múltiples factores. Específicamente, la región central del país es muy compleja en términos de su vegetación, ya que en ella pueden encontrarse desde bosques tropicales cálido-húmedos hasta pastizales alpinos, pasando por bosques templados y matorrales xerófilos, todo ello a través de una extensión territorial relativamente pequeña. La localización geográfica y la geomorfología de la región determinan en gran medida los climas regionales. Estos elementos, junto con la historia biogeográfica de la región, son los factores más importantes en la formación del complejo patrón de ecosistemas, donde el espacio físico ha jugado un papel preponderante en la distribución espacial de la vegetación (Mastretta-Yanes *et al.*, 2015).

El amplio gradiente altitudinal y la superficie accidentada que predomina en el centro de México producen variaciones locales en el clima del territorio. En los puntos más elevados de las montañas de la Faja Volcánica Trans Mexicana (FVTM), la temperatura media anual puede ser de 2.9 °C, mientras que en algunas tierras bajas de Michoacán puede alcanzar los 29.5 °C (Hijmans *et al.*, 2005). La precipitación total anual también varía dentro de un amplio intervalo, desde 260 mm en algunas regiones del altiplano central, hasta más de 4800 mm en algunas localidades costeras cercanas al Golfo de México (Hijmans *et al.*, 2005). De hecho, puesto que los flujos de energía y humedad son modulados por la topografía, se pueden encontrar casi todos los climas de la clasificación de Köppen dentro

de esta región (excepto la categoría D, continental o mesotermal). Por un lado, en esta región la elevación del terreno causa una disminución en la temperatura de ~ 4.8 °C por cada kilómetro de aumento en altitud (calculado a partir de Hijmans et al., 2005), esto significa un gradiente de temperatura de más 20 °C exclusivamente asociado a cambios en la elevación, diferencia que puede presentarse en distancias menores a 50 km. Por otro lado, el patrón de precipitación, cuya variabilidad estacional se ve en gran medida determinada por el movimiento latitudinal de la Zona de Convergencia Inter-Tropical (Mosiño-Alemán y García, 1974), se ve obstaculizado en algunas zonas por la topografía, generando que las pendientes costeras sean más húmedas que el interior continental (Hijmans *et al.*, 2005).

En términos biológicos, es una región muy compleja, ya que aquí convergen dos grandes reinos biológicos con historias evolutivas muy diversas que han estado en contacto desde el Neógeno (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005). Por un lado, la vegetación Neártica que se desarrolló en Norteamérica, está representada en el centro de México por taxa principalmente adaptados a climas templados y desérticos. Mientras que muchos de los representantes tropicales actuales tienen su origen en la flora Neotropical (Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005; Pérez-García *et al.*, 2012; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015). La mezcla de ambos reinos es especialmente notable en FVTM, cordillera que representa tanto una barrera como un puente para la migración de especies, ya que facilita la dispersión de poblaciones de regiones templadas que aprovechan el terreno elevado y, por lo tanto, más frío; mientras que las especies de afinidad tropical ocupan los flancos más cálidos y húmedos de las montañas, y se dispersan a través de ellos.

En términos del tipo de vegetación potencial, se tienen delimitados ocho grupos básicos a partir de las condiciones climáticas y edáficas (Rzedowski, 1990), algunos de los cuales presentan límites que coinciden con ciertos rasgos topográficos. Por ejemplo, el límite superior altitudinal de los diferentes bosques tropicales (perennifolio, caducifolio y subcaducifolio) suele coincidir con la isoterma de 0 °C de temperatura mínima anual, la cual supera los 1000 m s. n. m. en la vertiente del Pacífico y los 600 m s. n. m. en el resto del centro de México (Rzedowski 2006). En elevaciones medias y altas se puede encontrar bosque mesófilo de montaña, bosques templados compuestos principalmente por *Pinus* y *Quercus*, y pastizales alpinos con predominancia de Poaceae (Challenger y Soberón, 2008; Mastretta-Yanes *et al.*, 2015; Miranda y Hernández-X., 1963). Por otro lado, los bosques caducifolio y mesófilo de montaña se desarrollan principalmente en las laderas de montaña que reciben humedad de los océanos, mientras la vegetación xerofítica se distribuye principalmente hacia las llanuras interiores y en latitudes mayores a los 30° (Rzedowski, 1990).

La fisiografía de la zona considerada en este estudio incluye total o parcialmente tres regiones principales: la Llanura Costera Sur del Golfo de México, la Sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico (INEGI, 2017; Fig. 5.1). La primera de ellas comprende la planicie costera que ocupa el extremo sur de Veracruz, Tabasco y parte de Oaxaca, Chiapas y Campeche. El rasgo fisiográfico más notable de esta región es la Sierra de los Tuxtlas, donde sobresalen los volcanes San Martín y Santa Marta con más de 1700 m de altitud. Por su parte, la provincia de la Sierra Madre del Sur se extiende a lo largo de la costa del Pacífico separada

de la FVTM por la depresión del Balsas. Debido a su historia geológica, esta es la provincia geológicamente más compleja del país e incluye grandes bloques ígneos, sedimentarios y sobre todo metamórficos. Su formación se debe al choque de la Placa de Cocos con la Placa Norteamericana, el cual provocó levantamientos en la zona con altitudes que superan los 3000 m s. n. m. (INEGI, 2017). La tercera región fisiográfica, denominada Eje Neovolcánico, o FVTM, es una cordillera volcánica de formación relativamente reciente (Neógeno) que atraviesa transversalmente la región, desde el Golfo de México hasta el Océano Pacífico, con aproximadamente 160 000 km² de extensión (Ferrari *et al.*, 2012). En esta provincia se encuentran las montañas más altas del país: Pico de Orizaba o Citlaltépetl (5610 m s. n. m.), Popocatepetl (5500 m s.n.m.), Iztaccíhuatl (5220 m s.n.m.) y Nevado de Toluca o Xinantécatl (4680 m s.n.m.). La mayor parte de los valles que se forman entre las montañas de esta región se encuentran por arriba de los 2000 m s. n. m., y están densamente poblados en la actualidad (INEGI, 2018), e incluso desde tiempos precolombinos (Coe y Koontz, 2008).

Dada la escala milenaria del presente estudio (últimos 23 ka), los rasgos topográficos se pueden considerar elementos estáticos del paisaje (Graham, 2010b) y, por lo tanto, es posible utilizarlos como variables auxiliares en la elaboración de modelos espaciales paleoambientales. En este estudio, integramos los registros polínicos modernos y fósiles que se han publicado para el centro de México (Fig. 5.1a), en combinación con datos geográficos y topográficos, para modelar superficies ambientales en distintos momentos del tiempo. Aunque la actividad antropogénica se manifiesta en prácticamente todos los ecosistemas modernos (Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017; Sanderson *et al.*, 2002), nos

interesa determinar si la vegetación, y por ende su señal polínica preservada en los sedimentos, conserva su estructura ecológica fundamental, lo cual permitiría interpolar las relaciones espaciales a través del tiempo. De ser así, se haría posible realizar inferencias paleoambientales para localidades donde no existen registros sedimentarios o evidencia fósil directa.

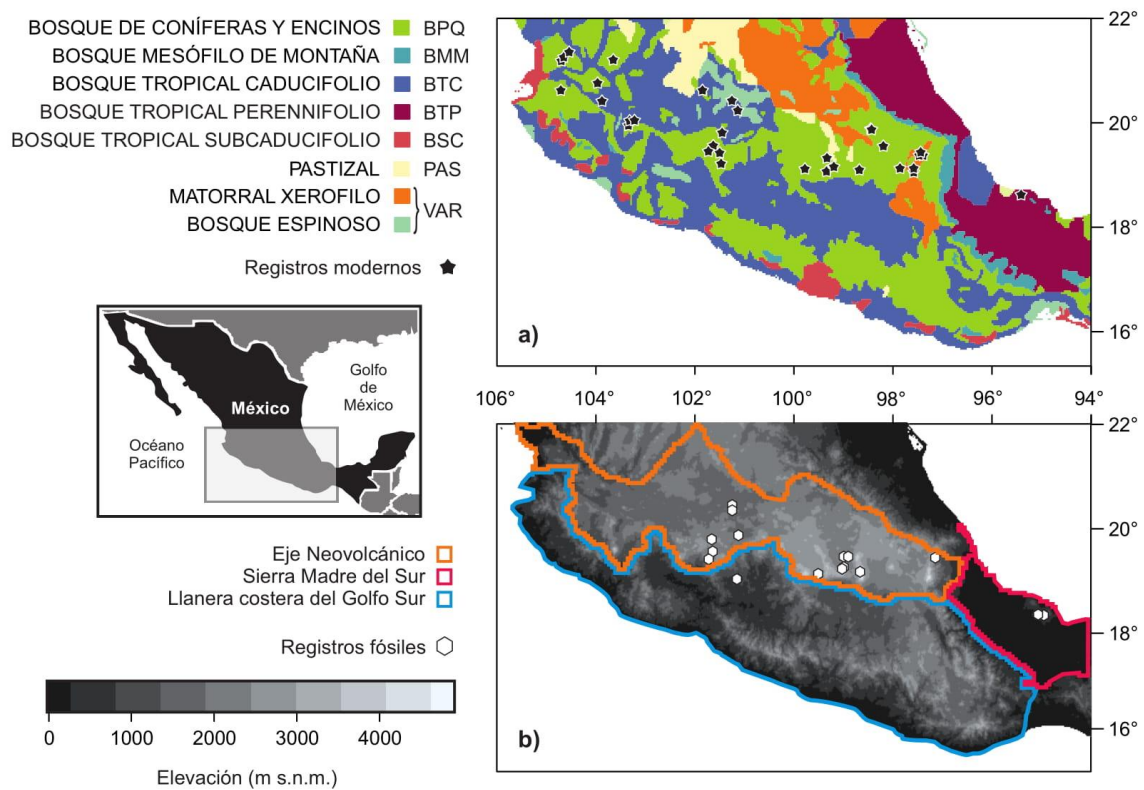


Fig. 5.1. Sitio de estudio. (a) Tipos de vegetación potencial (Rzedowski, 1990) y registros polínicos modernos (Correa-Metrio et al., 2013a); (b) elevación y zonas fisiográficas con registros polínicos fósiles.

5.2 Método

Se recopilaron registros palinológicos modernos y fósiles extraídos de sitios localizados entre 15° y 22° norte y entre 105° y 95° oeste. El registro moderno quedó conformado por un total de 40 ensambles polínicos (Fig. 5.1a; Apéndice B) provenientes del sedimento superficial de lagos (Correa-Metrio *et al.*, 2013a), mientras que el registro fósil quedó conformado por 1524 ensambles polínicos correspondientes a 20 secuencias sedimentarias fósiles publicadas previamente (Apéndice A; Park *et al.*, 2010; Goman y Byrne, 1998). En total, 1564 asociaciones polínicas fueron estandarizadas taxonómicamente en términos de la abundancia relativa de 224 taxa polínicos (Apéndice I). Se excluyeron esporas y taxa polínicos provenientes de vegetación acuática tratando de recoger una señal regional de la vegetación, independiente de la dinámica propia de los cuerpos de agua. Así mismo, se recalcularon los modelos cronológicos mediante estimación bayesiana usando *Bacon* (Blaauw y Christeny, 2011) para todas las secuencias sedimentarias a partir de las fechas de radiocarbono reportadas en las publicaciones originales (Apéndice H). Se realizó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA; Hill y Gauch, 1980) para obtener una ordenación de sitios y especies a lo largo de cuatro ejes. Los taxa más raros fueron subponderados para evitar la sobreestimación de las diferencias entre muestras y procurar una señal regional (Eilertsen *et al.* 1990). Este método ha probado su eficiencia para plasmar la estructura ecológica de la región y los cambios en la estructura composicional a partir de registros polínicos (Urrego *et al.*, 2009; Caballero-

Rodríguez *et al.*, 2018; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017; Correa-Metrio *et al.*, 2014; Felde *et al.*, 2016). A partir de este análisis se extrajeron los puntajes de los sitios de los cuatro ejes de la ordenación (DCA calculado; DCA_C en lo posterior) y se separaron en moderno y fósil para realizar los análisis subsecuentes (Fig. 5.2).

En términos de la topografía, se obtuvieron mapas de elevación (m s.n.m.), pendiente (grados con respecto a la horizontal), dirección de flujo (categórica: ocho puntos cardinales), orientación de la pendiente (grados con respecto al este), rugosidad (diferencia en m de las ocho celdas adyacentes) y frente oceánico (categórica: Pacífico, Golfo de México o Altiplano). Además, se utilizó el mapa de vegetación potencial (Rzedowski, 1990) para ubicar en el espacio moderno los tipos de vegetación correspondientes a las siguientes categorías: Bosque Tropical Perennifolio (BTP), Bosque Tropical Subcaducifolio (BSC), Bosque Tropical Caducifolio (BTC), Bosque Espinoso (BES), Matorral Xerófilo (MXR), Pastizal (PAS), Bosque Mesófilo de Montaña (BMM) y Bosque Templado de Pinos y Encinos (BPQ) (Fig. 5.1a). Los cuerpos de agua y la vegetación acuática fueron excluidos del estudio para coincidir con los estándares de la base de datos de polen. Todos los mapas fueron estandarizados en términos de cobertura geográfica (15° a 22° N y 94° a 106° O), resolución (2.5 km) y proyección (latitud y longitud sobre el elipsoide WGS84).

5.2.1 Estimación del modelo espacial moderno.

Se conformó una base de datos con los atributos topográficos obtenidos a partir de los mapas digitales y los puntajes de DCA_c para cada una de las 40 localidades con registro polínico moderno. Posteriormente, se ajustaron modelos geoespaciales para parametrizar la distribución espacial de los puntajes del DCA_c en función de variables topográficas. Así, fueron ajustados distintos modelos para describir la estructura espacial de la varianza; se determinó que el modelo óptimo sería el que presentara la menor suma de cuadrados del error (SCErr). A partir del modelo óptimo se espacializaron los puntajes de las localidades modernas (DCA_c modernos) mediante la interpolación por co-kriging (Hengl, 2009) usando los mapas topográficos como predictores (Fig. 5.2). Los valores espacializados del DCA (DCA modelado, DCA_M en lo posterior) fueron agrupados de acuerdo con los polígonos que describen la vegetación potencial. Los puntajes promedio de los ocho tipos de vegetación fueron comparados a través de un análisis de varianza (ANOVA), usando Tukey como prueba post-hoc (Zar 1999). Debido a la diferencia en extensión de los distintos polígonos de vegetación, el desbalance en el tamaño de muestra fue solventado mediante 1500 iteraciones basadas en un remuestreo de 1000 celdas tomadas aleatoriamente de cada grupo. Los puntajes de DCA_M modernos de los grupos que resultaron estadísticamente diferentes fueron descritos a través de funciones de densidad de probabilidad no-paramétricas, marcando los percentiles 5, 25, 50, 75 y 95. A partir de la distribución de puntajes del DCA_M de los grupos diferenciados se establecieron seis categorías asociadas con las diferentes mezclas de los tipos de vegetación. La interpretación de los puntajes de

DCA_M en términos de los tipos de vegetación probables se realizó tomando en cuenta el rango intercuartil de los puntajes asociados con cada tipo de vegetación, marcando los límites de las categorías en aquellos percentiles que representan un cambio en el comportamiento de las curvas de densidad de probabilidad.

5.2.2 Reconstrucción paleoambiental.

Los puntajes del DCA_C de los arreglos de polen fósil fueron agrupados en ventanas temporales de 1000 años de acuerdo con los modelos cronológicos calculados con Bacon (Blaauw y Christeny, 2011). Los puntajes de DCA de cada ventana temporal se espacializaron mediante una interpolación por co-kriging (Hengl, 2009), utilizando el modelo óptimo calculado a partir del análisis moderno, considerado una representación funcional observada de las relaciones polen-vegetación regional. En cualquier caso, la calidad de la espacialización se deteriora conforme la reconstrucción se desarrolla para tiempos más antiguos, dada la disminución en la cantidad de observaciones disponibles. Por lo tanto, fue necesario definir un límite temporal para realizar la espacialización de los puntajes, el cual consistió en una representación mínima de ocho registros fósiles, resultando en una extensión temporal máxima de 23 ka. Una vez espacializados los puntajes para cada ventana temporal (DCA_M fósil), éstos fueron discretizados de acuerdo con las categorías establecidas mediante el análisis de polen moderno y los tipos de vegetación potencial. Los puntajes DCA_M para cada una de las ventanas temporales también fueron resumidos

mediante funciones no paramétricas de densidad de probabilidad para observar su variabilidad a través del tiempo.

Todos los análisis fueron realizados con el programa R (R Core Team, 2017), específicamente los paquetes *vegan* (Oksanen *et al.*, 2012), *gstat* (Gräler *et al.*, 2016), *raster* (Hijmans *et al.*, 2015), *rgdal* (Bivand *et al.*, 2017) y *shapefiles* (Stabler, 2015).

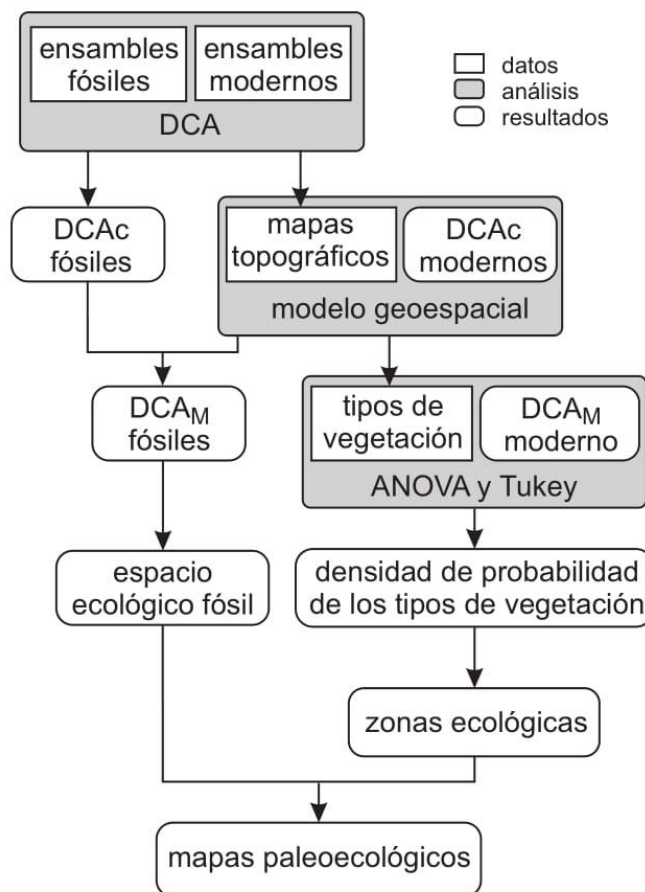


Fig. 5.2 Diagrama del procedimiento metodológico desarrollado para modelar los mapas paleoambientales.

5.3 Resultados y discusión

5.3.1 DCA y estructura ecológica.

La ordenación obtenida mediante el DCA mostró las relaciones de los taxa polínicos y los sitios (asociaciones modernas y fósiles) a lo largo de cuatro ejes (Cuadro 5.1). La dispersión de los taxa sobre el plano de especies (Fig. 5.3 arriba) presenta una transición ecológica desde el cuadrante III, donde predominan taxa Neárticos (*Fagus*, *Cupressus-Juniperus*, *Fraxinus*, *Pinus*, *Picea* y *Carpinus-Corylus*) hacia la parte superior del plano (cuadrantes I y II) donde la asociación de taxa es dominada por representantes de afinidad tropical (Moraceae-Urticaceae, *Liquidambar*, *Trema*, Fabaceae, Euphorbiaceae y *Bursera*) (Gentry, 1982; Stevens, 2001). Hacia la derecha del plano de la ordenación (cuadrantes I y IV), taxa herbáceos como *Potentilla*, Poaceae, Asteraceae y Brassicaceae indican condiciones de vegetación abierta o con cierto grado de perturbación. En estudios previos se ha reconocido una relación no lineal entre los dos primeros ejes del DCA, con la temperatura media anual y la precipitación total anual, respectivamente, sin que haya sido posible identificar la influencia individual de estas variables (Caballero-Rodríguez et al., 2017; 2018). En el presente estudio, la adición de los registros polínicos de los lagos Hoya Rincón Parangueo, Hoya San Nicolás (Park et al., 2010) y Laguna Pompal (Goman y Byrne, 1998), cambió ligeramente la distribución de los taxa en la ordenación de especies. Sin embargo, se mantuvo una estructura que agrupa taxa propios de bosques templados en el cuadrante III,

bosques cálidos en la parte superior del plano, y ambientes de vegetación abierta en los cuadrantes I y IV.

Cuadro 5.1. Parámetros del DCA. Se muestran los parámetros de los cuatro ejes aunque para los análisis posteriores sólo se tomó en cuenta el eje 1

| | DCA 1 | DCA 2 | DCA 3 | DCA 4 |
|----------------------------|--------|--------|---------|--------|
| Valores de DCA | 0.4640 | 0.3059 | 0.1982 | 0.1556 |
| Extensión del eje (sitios) | 3.2406 | 2.8501 | 2.8778 | 2.6528 |
| Extensión del eje (taxa) | 4.3433 | 9.5201 | 14.5959 | 3.9983 |

En la ordenación de las muestras (Fig. 5.3, abajo), se observa la dispersión de los sitios modernos desde el cuadrante III hacia el cuadrante I. En estudios anteriores se relacionó esta dispersión como un gradiente de elevación que disminuye progresivamente, lo que se traduce en un aumento gradual de temperatura (Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2018). Así mismo, se encontró una correlación fuerte entre los Ejes 1 y 2, por lo que se imposibilitó su interpretación independiente (Caballero-Rodríguez *et al.*, 2018). Este hecho, sumado a la pequeña proporción de varianza explicada por los ejes 3 y 4 (Cuadro 5.1), determinó que el Eje 1 de la ordenación fuera suficientemente robusto para realizar los análisis espaciales y la reconstrucción paleoambiental.

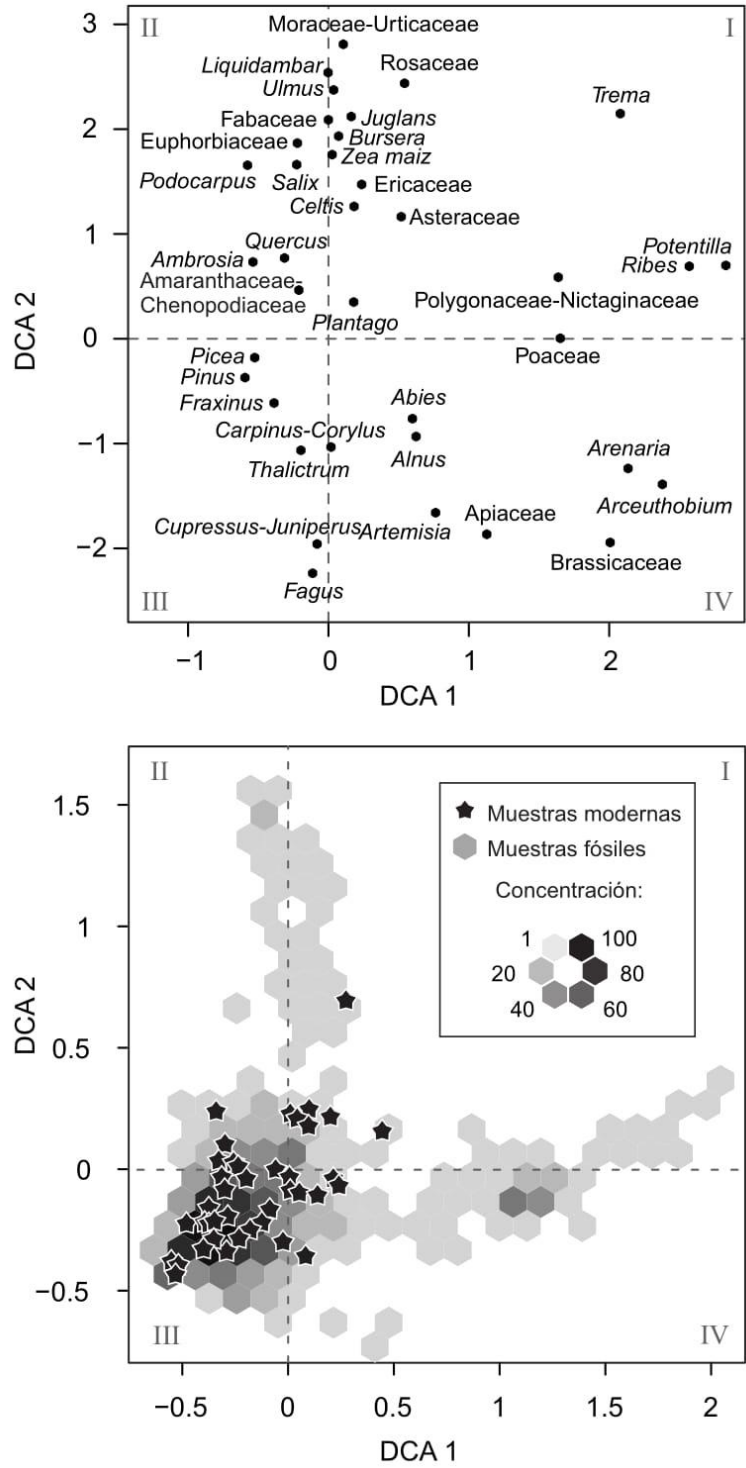


Fig. 5.3. Ordenación mediante el DCA, (arriba) especies; (abajo) relaciones entre sitios fósiles y modernos.

5.3.2 Análisis espacial moderno.

Los parámetros de los modelos ajustados (*nugget* y rango) evidenciaron la alta variabilidad de los puntajes y la existencia de autocorrelación espacial en la estructura de los ensambles polínicos (Cuadro 5.2; Apéndice J). Además de estos modelos, se probaron diferentes combinaciones de parámetros como variables explicativas de los puntajes de DCA_c , que generaron variogramas menos estables y en ocasiones resultados no convergentes, por lo que no se incluyeron en los resultados. El modelo con mejor ajuste fue planteado en términos de los DCA_c en función inversa de la elevación (Cuadro 5.2), un reflejo claro de la dominancia del gradiente de altitudinal (térmico) sobre la ordenación. Otros parámetros topográficos, como la pendiente, han sido asociados a ciertos tipos de vegetación (Rzedowski, 1978; Miranda y Hernández-X., 1963); no obstante, es posible que su efecto esté implícito en la variación que induce la elevación. Alternativamente, es probable que los atributos topográficos, diferentes de la elevación, influyan sobre los ensambles de polen en una escala menor a la resolución utilizada para realizar los análisis aquí presentados.

La espacialización de los puntajes modernos estimada mediante el co-kriging con el modelo óptimo produjo una superficie de respuesta (DCA_M) con valores predichos que fluctuaron entre -0.418 y 0.379 (Apéndice K), con varianza entre 0.047 y 0.089. Por otro lado, la separación de los valores de DCA_M moderno en los diferentes tipos de vegetación potencial produjo conjuntos que variaron en el número de celdas representativas desde 2075 para BMM, hasta 24 287 que representaron al BTC. La prueba de ANOVA mostró

diferencias significativas entre los valores de DCA_M espacialmente asociados con los diferentes tipos de vegetación en todas las iteraciones (Cuadro 5.3). La prueba de Tukey mostró que seis de los ocho tipos de vegetación se caracterizaron por puntajes de DCA_M estadísticamente diferenciables (Fig. 5.4). La excepción fueron BES y MXR, los cuales resultaron indiferenciables en cada repetición. Es probable que la separación de estos tipos de vegetación en términos palinológicos se haya complicado dado que ambas categorías comparten elementos taxonómicos como Asteraceae, *Bursera*, Fabaceae, Poaceae y Euphorbiaceae (Rzedowski, 1978). Además, climáticamente, estas comunidades se desarrollan principalmente en llanuras con precipitación escasa (Pérez-García *et al.*, 2012; Rzedowski, 1978; Hijmans *et al.*, 2005), situación que desfavorece la formación de registros sedimentológicos, exceptuando algunos lagos cráter, lo que genera una representación pobre de dichos tipos de vegetación. Consecuentemente, se procedió con los análisis agrupando el BES y MXR en una misma categoría denominada *vegetación árida* (VAR).

Cuadro 5.2. Parámetros de los variogramas ajustados para los diferentes modelos explicativos del comportamiento espacial de los puntajes del Eje 1 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA). Los puntajes fueron modelados como función del espacio (coordenadas espaciales), la elevación del terreno en m s.n.m. (E), pendiente en grados (P), rugosidad del terreno en metros (R), dirección de la inclinación en grados con respecto al este (A), dirección de flujo en 8 puntos cardinales (F), y frente oceánico (Golfo de México, Pacífico o Altiplano, O).

| Modelo: DCA ~ | Curva | Nugget | Psill | Rango (km) | SCErr x 10 ⁻⁶ |
|--------------------------------|------------|--------------|--------------|---------------|--------------------------|
| <i>E + P + R + A + F + O</i> | Cir | 0.031 | 0.020 | 11.21 | 2.798179 |
| <i>E + P</i> | Wav | 0.000 | 0.049 | 10.03 | 3.40006 |
| <i>E + R</i> | Cir | 0.036 | 0.018 | 34.77 | 3.840679 |
| <i>E + A</i> | Cir | 0.035 | 0.021 | 47.21 | 2.9243 |
| <i>E + F</i> | Exp | 0.023 | 0.034 | 13.44 | 4.196636 |
| <i>E + O</i> | Cir | 0.036 | 0.021 | 39.89 | 3.10171 |
| <i>E</i> | Cir | 0.034 | 0.024 | 46.49 | 4.269599 |
| log(<i>E</i>) | Cir | 0.033 | 0.025 | 46.67 | 2.126599 |
| (<i>E</i>)⁻¹ | Sph | 0.037 | 0.044 | 104.66 | 1.153583 |

Cuadro 5.3. Resultados de la prueba ANOVA (se muestran los datos promediados de los parámetros calculados para las 1500 iteraciones).

| | Sumas de Cuadrados | Grados de Libertad | Cuadrados Medios | <i>F</i> | <i>P</i> |
|--------|--------------------|--------------------|------------------|----------|------------------------|
| Grupos | 9.7089 | 7 | 1.3870 | 486.52 | < 2 x10 ⁻¹⁶ |
| Error | 22.7956 | 7992 | 0.0029 | | |
| Total | 32.5045 | 7999 | | | |

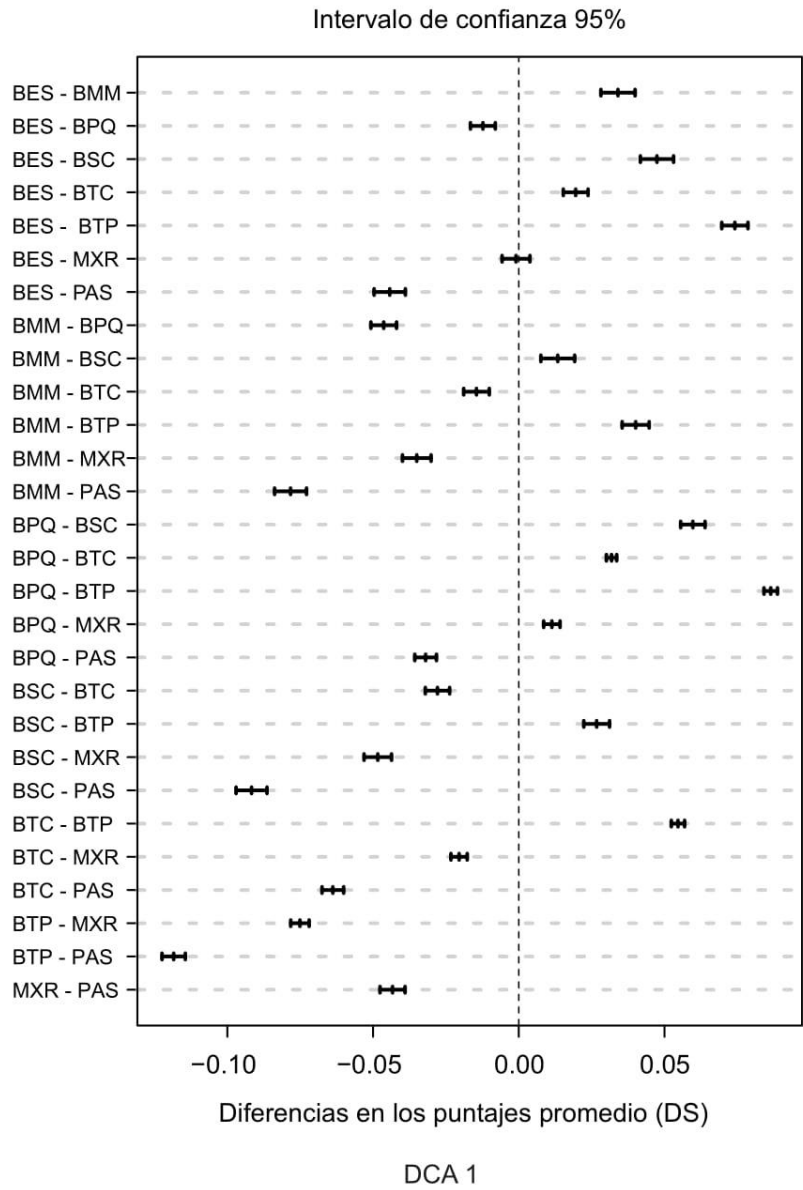


Fig. 5.4. Resultados de la prueba post-hoc Tukey entre los tipos de vegetación y los puntajes de DCAM asociados.

Las curvas de densidad de probabilidad y los marcadores de percentiles, mostraron una segregación en la dispersión de los distintos tipos de vegetación a lo largo del Eje 1 del DCA (Fig. 5.5, arriba). El BTP presentó la distribución más leptocúrtica, con valores de DCA_M predominantemente positivos y cercanos a cero. El centro de gravedad de las funciones de densidad de probabilidad que describieron los puntajes asociados con los distintos tipos de vegetación fue progresivamente más negativo en BSC, BMM, BTC, VAR, BPQ y PAS. Además, las curvas de probabilidad se fueron ampliando en el mismo sentido, excepto para PAS (Fig. 5.5, arriba). La secuencia de los tipos de vegetación a lo largo del Eje 1 de DCA sugiere un gradiente de humedad, en el que el BTP presenta valores predominantemente positivos, disminuyendo progresivamente hacia valores más negativos, donde se encuentran VAR, BPQ y PAS. Es posible que la riqueza también juegue un papel importante en esta distribución, pues existe una relación general positiva entre la humedad y riqueza de especies (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2013; Graham, 2010a; Salas-Morales y Meave, 2012; Salas-Morales *et al.*, 2015). Mediante este análisis también fue posible distinguir, al menos parcialmente, la señal polínica de los distintos bosques tropicales estacionales (BSC y BTC), cuya señal ha sido reportada como indiferenciable para la península de Yucatán (e.g. Correa-Metrio *et al.*, 2011; Franco-Gaviria *et al.*, 2017).

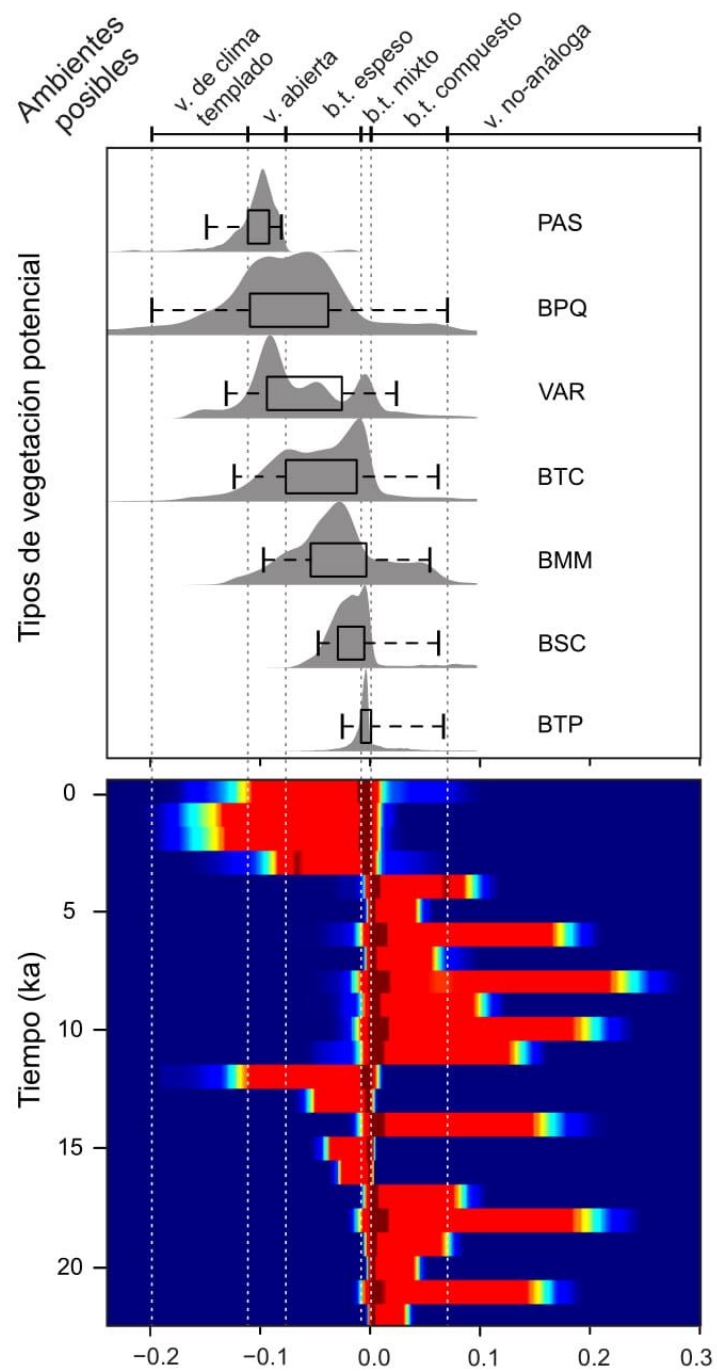


Fig. 5.5. Panel superior: Dispersión de los puntajes de DCA_M modernos en función de los tipos de vegetación potencial diferenciables a través de la prueba de ANOVA. Los ambientes posibles y susrangos para la paleointerpretación se observan en la parte superior. Panel inferior: Dispersión de los puntajes modelados (DCA_M fósiles) en las distintas ventanas temporales.

Aun cuando la prueba de Tukey mostró diferencias entre los puntajes modelados para los diferentes tipos de vegetación (Fig. 5.4), hubo un alto grado de traslape entre la mayoría de los puntajes asociados. Esto puede deberse a la presencia de ciertas taxa en diferentes tipos de vegetación, lo cual tendría un efecto desvanecedor en las diferencias en el espectro polínico. Esta continuidad en la distribución de algunas especies a través de los diferentes tipos de vegetación, junto con las dificultades taxonómicas del análisis de polen (Delcourt y Delcourt 1991), oscurecen la señal palinológica. Por otro lado, la existencia de distribuciones relictuales persistentes en microrrefugios (Correa-Metrio *et al.*, 2013b; Rull, 2009; Bush, 2002) y la presencia frecuente de microhábitats con una extensión menor a la resolución utilizada, también pueden estar aportando elementos al registro polínico que aparentan una respuesta mezclada de los tipos de vegetación. Un caso particular es el BPQ, que presenta una distribución intercuartil de puntajes de DCA_M que se superpone con los demás tipos de vegetación, excepto con el BTP. Este fenómeno es probablemente el resultado del síndrome de polinización anemófila de los géneros más representativos de este tipo de vegetación potencial (*Pinus* y *Quercus*). Este tipo de polinización implica la producción de grandes cantidades de polen que se dispersa fácilmente, de manera que estas taxa se encuentran en gran abundancia, no sólo dentro de los límites geográficos de la distribución de las taxa parentales, sino también en ecosistemas abiertos donde el acarreo eólico es abundante, por ejemplo praderas y desiertos (Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997; Correa-Metrio *et al.*, 2012b; Correa-Metrio *et al.*, 2013a). En consecuencia,

este tipo de vegetación en particular resulta indiferenciable de los demás desde la perspectiva palinológica.

La clasificación de los ambientes probables fue delimitada tomando en cuenta el rango intercuartil de un determinado tipo de vegetación. No obstante, al no haber una segregación completa, cada intervalo integró probabilidades mezcladas de distintos tipos de vegetación, reflejando la naturaleza continua de la distribución espacio-temporal de la vegetación (Delcourt y Delcourt, 1991). En todo caso, se dio prioridad a las distribuciones con dispersiones más estrechas para la interpretación de los tipos de vegetación en el pasado, los cuales se describen a continuación (Fig. 5.5).

Vegetación de clima templado - Abarca desde el percentil 5 del BPQ hasta el 2do cuartil de la curva de PAS (de -0.204 a -0.110); en esta región predomina el BPQ con contribuciones menores de VAR, PAS, BTC.

Vegetación abierta - Delimitada por el primer cuartil de la curva de probabilidad de PAS y el 1er cuartil de BTC (de -0.110 a -0.075). En este intervalo PAS y VAR presentan su máxima probabilidad, y también es probable BPQ. Este paisaje presentaría bosques de escasa altura con abundantes espacios abiertos tipo matorral o praderas.

Bosque tropical espeso - En este intervalo las probabilidades de PAS y VAR disminuyen drásticamente, predomina BPQ y BTC con probabilidades en aumento de BMM. Su rango se acota del primer cuartil de BTC al primer cuartil de BTP (de -0.075 a -0.006).

Bosque tropical mixto - Es la zona más estrecha de todas y, sin embargo, la que concentra la mayor proporción de los DCA_M, tanto modernos como fósiles. Comprende el intervalo entre -0.006 y 0.005, acotado por el rango intercuartil de BTP. También presentan picos de probabilidad BSC, BTC y en menor medida VAR, y se suma cierta contribución de BMM. Su interpretación ambiental se corresponde con una mezcla de bosques tropicales con afinidad a climas cálidos.

Bosque tropical compuesto - Delimitado por el 3er cuartil de BTP y el percentil 95 de BPQ, abarca el intervalo de 0.005 a 0.067. Predominan probabilidades moderadas de BMM, y en menor medida BPQ y VAR. Ningún tipo de vegetación actual presenta altas probabilidades en este rango, por lo que su interpretación no es muy clara. Sin embargo, al observar la asociación de especies en la ordenación (Fig. 5.3) es posible inferir la mezcla de bosques tropicales y templados, con cierto aporte de vegetación herbácea.

Ambientes no-análogos - en este intervalo la densidad de probabilidad de todos los tipos de vegetación modernos es muy baja, por lo que no se le puede asignar una afinidad con los ecosistemas actuales (Williams y Jackson, 2007). Comprende todos los valores mayores al percentil 95 de BPQ que fue el marcador más positivo de los registrados.

5.3.3 Mapas paleoambientales.

Mediante la inclusión de la elevación como una variable independiente en los modelos geoespaciales, fue posible conectar los puntos con registro fósil y así interpolar los resultados a regiones donde no ha sido posible obtener evidencia directa de las condiciones del pasado. El modelo de predicción para los tipos de vegetación probable aplicado a los registros modernos produjo un mapa estimado congruente con el patrón observado actual: en las zonas altas predomina la vegetación abierta y de clima templado (con tendencia a pastizales, algunos matorrales y bosques de pino y encino), en las regiones con elevaciones menores se presentaron ambientes del tipo bosque tropical mixto, y en las laderas pronunciadas de la zona de transición se predijo vegetación tipo bosque tropical espeso (Apéndice K). Por su parte, las reconstrucciones espaciales basadas en el registro fósil nos permitieron recrear los posibles escenarios presentes en diferentes momentos de los últimos 23 ka.

De acuerdo con los mapas estimados, cada ventana temporal presenta su máxima probabilidad de escenarios en ambientes de tipo bosque tropical mixto, que se presenta en las llanuras costeras durante todo el periodo analizado. Este hallazgo probablemente refleje la persistencia de algunos taxa de afinidad tropical a través del registro fósil, con valores de DCA_M alrededor de cero. Dicho patrón era de esperarse, dada la concentración de muestras fósiles cerca de origen del DCA (Fig. 5.3). Una característica notable de la distribución de valores estimados en el tiempo es la predominancia de dos modos principales de dispersión

de los puntajes. El primero, similar al patrón moderno, presenta probabilidades que se extienden desde -0.2 hasta valores muy cercanos a cero, presentando una proporción de ambientes tipo bosque tropical espeso y alcanzando su máxima probabilidad en el intervalo de bosque tropical mixto. Después, hacia valores más positivos, las probabilidades caen abruptamente. Además de la estimación moderna, este patrón se observa en los 3 ka más recientes, vuelve a surgir en 12 ka AP y de manera más acotada en 13, 15 y 16 ka AP. El segundo patrón general de dispersión de puntajes comienza abruptamente con altas probabilidades de vegetación del tipo bosque tropical mixto y se extiende hacia valores positivos en intervalos que varían en longitud abarcando los ambientes tipo bosque compuesto y no-análogo. Este patrón de dispersión es preponderante de 4 a 11 ka AP, 14 y de 17 a 23 ka AP (Fig. 5.5). Además de la reconstrucción de los ambientes pasados, mediante el estudio de la amplitud de las distribuciones de los DCA_M fue posible analizar los patrones de diversidad β y γ a través del tiempo. En este sentido, amplios intervalos de valores estimados expresados dentro de una misma ventana temporal, reflejarían una diversidad de ambientes alta y viceversa (Hill y Gauch, 1980; Correa-Metrio *et al.*, 2014).

En términos de la historia ambiental, como se mencionó anteriormente, los últimos 3 ka han sido similares al mosaico de vegetación moderna, con bosques templados, matorrales o praderas en el centro del territorio, y vegetación predominantemente de bosques tropicales espesos y mixtos en las costas (Apéndice K). Esta similitud con los ambientes modernos prevalece independientemente del número de registros involucrados en la estimación espacial (40 localidades modernas vs. 10-15 localidades con registro fósil).

Esto podría deberse a la relativa estabilidad climática reportada para este periodo (Israde Alcántara *et al.*, 2002; Lozano-García *et al.*, 1993; Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1994; Correa-Metrio *et al.*, 2012b), o bien, a la persistencia ocupación humana intensiva y extensiva que ha sido ampliamente reportada para la región durante los últimos milenios (McCaa, 2000; Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017).

Entre 4 y 11 ka AP, la distribución de probabilidades presenta un cambio evidente, sugiriendo la presencia de vegetación caracterizada por bosques tropicales mixtos en las costas. La dispersión general de los valores estimados sugiere una predominancia de bosque compuesto en elevaciones medias y ambientes no-análogos en el centro del territorio. La vegetación moderna está representada por parches pequeños con formas irregulares concéntricas alrededor de algunos puntos con registro fósil (Apéndice K). Este patrón, más que indicar un tipo peculiar en la dispersión de los tipos de ambiente, parece ser la consecuencia de la existencia de puntos muy cercanos con valores de DCA_c muy distintos entre sí dentro de la misma ventana temporal. Esta situación podría indicar un cambio en las relaciones espaciales de tipos de vegetación, donde el modelo de autocorrelación espacial moderno no se desempeña de manera óptima, generando transiciones abruptas en el espacio. Es posible que un cambio ambiental, que en este caso coincide con el óptimo climático del Holoceno, sea responsable de la existencia de ambientes muy cercanos geográficamente con asociaciones vegetales muy distintas, induciendo cambios importantes a nivel local, perjudicando las relaciones espaciales estimadas para el panorama moderno. Igualmente probable es que la ausencia de

poblaciones humanas importantes (McCaa, 2000) y la presión que éstas ejercen sobre el paisaje, haya permitido que las comunidades vegetales se estructuraran individualmente en cada localidad, generando patrones espaciales distintos al moderno; hecho que explicaría la distribución de los puntajes amplia y la incidencia alta de vegetación no-análoga. Este patrón es congruente con el hallazgo de comunidades no-análogas reportado anteriormente para el Holoceno Temprano y Medio, principalmente en las tierras bajas y zonas elevadas de esta misma región (Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017).

El periodo comprendido entre 12 y 16 ka AP se caracteriza por un patrón de vegetación probable similar al moderno, aunque la diversidad de ambientes, concentrada en ambientes con bosques tropicales mixtos y espesos, es menor con respecto a los periodos anteriores. La excepción es el patrón que se presenta en 14 ka AP, cuya dispersión es similar a la descrita para el periodo anterior (Fig. 5.5). Únicamente en 12 ka AP se presentan probabilidades de encontrar ambientes con vegetación abierta y de vegetación de clima templado, comparable a las praderas y matorrales modernos, así como bosques de pino y encino. Existe la posibilidad de que el enfriamiento abrupto conocido como Younger Dryas (Svensson *et al.*, 2008) haya afectado a toda la región con suficiente intensidad para inducir un cambio notable en la diversidad de las comunidades; en consecuencia, la señal ambiental se pudo extender a nivel regional, minimizando la visibilidad de las diferencias locales. En estudios previos se reportó una expansión de los bosques templados en las zonas altas del centro de México (Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005; Lozano-García *et al.*, 2005), y una disminución en la precipitación en las

elevaciones bajas de la península de Yucatán (Correa-Metrio *et al.*, 2012a), lo cual concuerda con la aparición de vegetación abierta y templada del centro de México predicha en este estudio. Dada la similitud entre el patrón espacial de este momento y el patrón expresado durante los últimos 3 ka, es posible suponer que la estructura espacial está en gran medida determinada por el efecto de presión extensiva sobre el ambiente, ejercida primero por el YD y por la actividad humana en temporalidades más recientes.

En el periodo de 17 a 23 ka AP, correspondiente al Último Máximo Glacial, se repite el patrón con predominancia de valores positivos de DCA_M con aparición de ambientes no-análogos en 18 y 21 ka AP. Al igual que al inicio del Holoceno, es posible que en este periodo se hayan expresado relaciones espaciales distintas de aquellas expresadas en los ambientes actuales. En cuanto a la diversidad de ambientes, se observa una disminución progresiva hacia periodos de tiempo más antiguos, aunque esto puede ser efecto de la disminución en el número de registros disponibles.

5.4 Conclusiones

La inclusión de los parámetros topográficos como elementos predictores resultó una herramienta útil para la generalización espacial de paleoambientes, al conectar los puntos con registro fósil y permitir la interpolar los resultados a regiones donde no ha sido posible obtener evidencia directa de las condiciones del pasado. Por medio de los puntajes del DCA y su modelación espacial con base en la elevación del terreno, fue posible observar la segregación de los tipos de vegetación potencial modernos, los cuales muestran una secuencia que recuerda un gradiente de temperatura/humedad, que a su vez puede estar relacionado con la diversidad de los ecosistemas (Salas-Morales y Meave, 2012; Salas-Morales *et al.*, 2015).

El seguimiento de la dinámica de los cambios ambientales en el tiempo y el espacio proporciona una perspectiva más amplia sobre la respuesta de la vegetación a nivel de la comunidad y el ecosistema a gran escala. El modelo de las relaciones espaciales modernos fue eficiente para reconstruir la vegetación potencial de los últimos 3 ka. No obstante, el modelo parece perder eficiencia en periodos más antiguos, mostrando reconstrucciones poco confiables. Únicamente alrededor del YD el modelo vuelve a producir superficies de respuesta comparables a las observadas en el periodo más reciente. Esta circunstancia sugiere que durante los últimos 3 ka y durante el YD, los ecosistemas fueron afectados por eventos intensivos y extensivos (presumiblemente la intervención humana y el enfriamiento abrupto, respectivamente), permitiendo un desarrollo eficiente del modelo

espacial moderno durante estos periodos. Mientras que, en el resto de las ventanas temporales analizadas, el modelo espacial moderno perdió su eficiencia al no estar calibrado para capturar una señal sin perturbaciones generalizadas, o bien, cuando la dinámica ecológica local supera el efecto de las condiciones regionales.

CAPÍTULO VI

6. DISCUSIÓN FINAL Y CONCLUSIONES

Este estudio representa un acercamiento inicial a la dinámica ecológica tropical de macro escala espacial y temporal. Al integrar y analizar de manera conjunta los datos palinológicos de distintos registros, tanto fósiles como modernos, fue posible establecer un marco de referencia común para examinar los cambios en la estructura ecológica subyacente en los ensamblajes polínicos cuaternarios del centro de México. En cada estudio individual que conforma esta tesis se exploró un aspecto distinto de las relaciones ecológicas de la vegetación durante el Cuaternario tardío y, aunque los resultados parten de un análisis similar (un DCA), los productos fueron analizados con enfoques distintos para responder diferentes preguntas. Así mismo, cada etapa del estudio contribuyó de manera conceptual para desarrollar y enriquecer las etapas posteriores. Por ejemplo, la recopilación de los métodos de paleorreconstrucción existentes permitió identificar la necesidad de un estudio multivariado para capturar adecuadamente la estructura ecológica subyacente en los ensamblajes polínicos del centro de México. La ordenación de los ensamblajes polínicos en el

Capítulo III hizo evidente el gradiente de elevación como pilar principal en la estructura ecológica de la vegetación, el cual se consideró en la agrupación y exploración regional de los patrones de cambio en las secciones subsecuentes. Así mismo, el análisis de la distancia ecológica como función de la distancia geográfica entre ensamblajes polínicos presentado en el Capítulo IV, fue el punto de partida para incluir el análisis geoespacial como factor determinante en la estructuración ecológica, como se abordó en el Capítulo V.

En resumen, a través de los distintos análisis fue posible rastrear los cambios en la vegetación y su respuesta ante forzamientos climáticos y antrópicos, hasta convertirse en la comunidad vegetal moderna hace ~2000 años, lo cual implica una larga historia de intervención humana en los paisajes actuales de la región. Además, se encontró un grado importante de similitud entre los ambientes modernos (inducidos por las actividades humanas) y aquellos predominantes durante el periodo glacial, sugiriendo una presión ambiental de magnitud y efecto similar en ambos periodos, probablemente debido a la simplificación de las comunidades (Capítulo III). Sin embargo, a partir de los mapas paleoambientales modelados en el Capítulo V, fue posible observar que dicha similitud no se expresó en el mismo contexto geográfico, sino que se formaron en patrones espaciales distintos, obedeciendo a un estado diferente del sistema. Así mismo, fue evidente que ciertas condiciones ambientales son capaces de producir presiones ambientales con la suficiente magnitud para inducir cambios en la estructura ecológica de la vegetación a nivel regional. Éste es el caso de los Eventos Heinrich, el Younger Dryas y el impacto humano, eventos que provocaron respuestas generalizadas en la estructura ecológica de toda la

región observables desde distintos enfoques. Por otro lado, ante la ausencia de presiones externas que dirijan la estructura de la vegetación, las condiciones locales (o bien, los propios ensambles de vegetación), parecen ser los principales operadores en la dinámica ecológica, produciendo cambios en la composición y proporción de taxa en diferentes direcciones en cada localidad sin un patrón espacial aparente. Este patrón se expresa especialmente durante el Holoceno Temprano con la aparición de comunidades no-análogas (Capítulo III), diferencias en las dinámicas locales y regionales (Capítulo IV) e ineficiencia de los modelos geoespaciales modernos para reflejar la estructura regional (Capítulo V).

De acuerdo con los resultados obtenidos en las diferentes etapas es posible hablar de dos modos generales en la estructura composicional de la vegetación del centro de México. En el primero, la estructura ecológica estaría principalmente determinada por el ambiente; es decir, algunos taxa estarán fisiológicamente imposibilitados o debilitados para proliferar bajo ciertas condiciones, mientras que los taxa mejor adaptados para resistir condiciones adversas, o bien con hábitos generalistas/oportunistas, se desarrollarían mejor en la comunidad, y en consecuencia aumentaría su representación a nivel regional. En el segundo modo, el ambiente no impondría condiciones severas ni limitaría el desarrollo de las poblaciones, bajo este supuesto las comunidades vegetales presentan ensambles más diversos, mayor cantidad de diferencias entre localidades donde el espacio geográfico no parece representar una variable importante en la estructura ecológica. En este escenario las interacciones ecológicas intrínsecas de la comunidad y/o las condiciones locales serían

preponderantes sobre la señal ambiental regional; por lo tanto, los procesos de crecimiento poblacional, dispersión y competencia, determinarían la inclusión (o exclusión) y proporción de los distintos taxa dentro de la comunidad (Magurran, 2007). Consecuentemente, durante los periodos donde prevalecieron condiciones “estresantes” (*e. g.* condiciones glaciales, intervención humana o eventos climáticos abruptos como los Eventos Heinrich o el Younger Dryas), las comunidades vegetales de las diferentes localidades respondieron con aumento en la proporción de ciertos taxa generalistas o adaptados al disturbio (Fig. 3.6), homogeneizando las comunidades y generando una respuesta similar a nivel regional. En contraste, bajo condiciones comparativamente más “favorables” (*i. e.* mayor temperatura y precipitación, sin intervención humana), como el Holoceno Temprano, las comunidades vegetales presentaron ensambles más diversos y diferentes entre sí y comunidades no-análogas.

Todavía se requieren estudios ecológicos más específicos y con mejor resolución, tanto espacial como temporal, para explorar con más detalle hasta qué punto el ambiente externo regula la estructura ecológica, y qué proporción de la variabilidad se debe a las capacidades intrínsecas de las especies, los taxa o los grupos funcionales, o bien a las diferencias locales, para determinar la forma en que se integran los ensambles vegetales. De la misma forma es necesario profundizar en nuestro conocimiento sobre la señal antrópica en los ensambles polínicos, ya sea caracterizando mejor aquellas especies polínicas derivadas de cultivos comerciales o aquellas favorecidas por disturbios antropogénicos; con el fin de afinar nuestras herramientas de calibración y generar

interpretaciones más precisas, libres de los efectos (aún no del todo comprendidos) que ejercen las actividades humanas sobre el ambiente.

REFERENCIAS

- Aguirre-Navarro, K., 2013. *Análisis paleoecológico del Holoceno en el Cofre de Perote, Veracruz. Thesis*. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City, Mexico . 91 pp.
- Andersen, K.K., Svensson, A., Johnsen, S.J., Rasmussen, S.O., Bigler, M., Röthlisberger, R., Ruth, U., Siggaard-Andersen, M.L., Peder Steffensen, J., Dahl-Jensen, D., Vinther, B.M. y Clausen, H.B., 2006. The Greenland Ice Core Chronology 2005, 15-42 ka. Part 1: constructing the time scale: *Quaternary Science Reviews* **25**: 3246–3257, doi: 10.1016/j.quascirev.2006.08.002.
- Bartlein, P.J. y Whitlock, C., 1993. Spatial variations of Holocene climatic change in the Yellowstone region: *Quaternary Research* **39**: 231–238.
- Benaglia, T., Chauveau, D., Hunter, D. y Young, D., 2009. mixtools: An R package for analyzing finite mixture models: *Journal of Statistical Software* **32**: 1–29.
- Birks, H.J.B., 1998. Numerical tools in palaeolimnology- progress, potentialities, and problems: *Journal of Paleolimnology* **20**: 307–322, doi: 10.1023/A:1008038808690.
- Birks, H.J.B., 1986. Numerical zonation, comparison and correlation of Quaternary pollen-stratigraphical data. En: Berglund, B.E., Ed. *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*, Wiley. Chichester pp 743–774 .
- Birks, H.J.B., 2012. Overview of numerical methods in paleolimnology. En: Birks, H.J.B., Lotter, A.L., Juggins, S., y Smol, J.P., Eds. *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*, Springer. London pp 19–92 .
- Birks, H.J.B., 1995. Quantitative palaeoenvironmental reconstructions. En: Maddy, D., y Brew, J.S., Eds. *Statistical Modelling of Quaternary Science Data*, Hodder Education. Cambridge pp 161–254 .
- Birks, H.J.B., 2003. Quantitative palaeoenvironmental reconstructions from Holocene biological data. En: Mackay, A., Battarbee, R., Birks, H.J.B., y Oldfield, F., Eds. *Global change in the Holocene*, London pp 107–123 .
- Birks, H.J.B., Birks, H.H. y Ammann, B., 2016. The fourth dimension of vegetation: *Science* **354**: 412–413, doi: 10.1126/science.aai8737.
- Birks, H.J.B. y Gordon, A.D., 1985. *Numerical Methods in Quaternary Pollen Analysis*. Academic Press. London . 317 pp.
- Birks, H.J.B., Heiri, O., Seppä, H. y Bjune, A.E., 2010. Strengths and weaknesses of quantitative reconstructions based on Late-Quaternary biological proxies: *The Open Ecology Journal* **3**: 68–110.
- Birks, H.J.B., Line, J.M., Juggins, S., Stevenson, A.C. y ter Braak, C.J.F., 1990. Diatoms and pH reconstruction: *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **327**: 263–278.
- Birks, H.J.B. y Lotter, A.L., 1994. The impact of the Laacher See Volcano (11000 yr BP) on terrestrial vegetation and diatoms: *Journal of Paleolimnology* **11**: 313–322.
- Bivand, Roger, T., Rowlingson, B., Pebesma, E., Sumner, M., Hijmans, R. y Rouault, E., 2017. Package “rgdal”:
- Blaauw, M. y Christeny, J.A., 2011. Flexible paleoclimate age-depth models using an autoregressive gamma process: *Bayesian Analysis* **6**: 457–474, doi: 10.1214/11-BA618.
- Bolker, B., 2007. *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press. 508 pp.
- Bond, G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I. y Bonani, G.,

1997. A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates: *Science* **278**: 1257–1266.
- ter Braak, C.J.F., 1993. Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS): an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages: *Hydrobiologia* **269–270**: 485–502, doi: 10.1007/BF00028046.
- ter Braak, C.J.F., Juggins, S., Birks, H.J.B. y van der Voet, H., 1993. Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS): definition and comparison with other methods for species-environment calibration. Chapter 25 in: En: Patil, G.P., y Rao, C.R., Eds. *Multivariate Environmental Statistics*, Elsevier Science Publishers B. V. Amsterdam pp 525–560 .
- ter Braak, C.J.F. y Looman, C.W.N., 1986. Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model: *Vegetatio* **65**: 3–11, doi: 10.1007/BF00032121.
- Bradbury, J.P., 1997. Sources of glacial moisture in Mesoamerica: *Quaternary International* **43–44**: 97–110, doi: 10.1016/S1040-6182(97)00025-6.
- Bush, M.B., 2002. Distributional change and conservation on the Andean flank: a palaeoecological perspective: *Global Ecology and Biogeography* **11**: 463–473.
- Bush, M.B. y Colinvaux, P.A., 1990. A Pollen Record of a Complete Glacial Cycle from Lowland Panama: *Journal of Vegetation Science* **1**: 105–118.
- Byrne, R. y Horn, S.P., 1989. Prehistoric agriculture and forest clearance in the Sierra de los Tuxtlas, Veracruz, Mexico: *Palynology* **13**: 181–193, doi: 10.1080/01916122.1989.9989360.
- Caballero-Rodríguez, D., Correa-Metrio, A., Lozano-García, S., Sosa-Nájera, S., Ortega, B., Sanchez-Dzib, Y., Aguirre-Navarro, K. y Sandoval-Montaño, A., 2018. Late-Quaternary spatiotemporal dynamics of vegetation in Central Mexico: *Review of Palaeobotany and Palynology* **250**: 44–52, doi: 10.1016/j.revpalbo.2017.12.004.
- Caballero-Rodríguez, D., Lozano-García, S. y Correa-Metrio, A., 2017. Vegetation assemblages of central Mexico through the late Quaternary: modern analogs and compositional turnover: *Journal of Vegetation Science* **28**: 504–514, doi: 10.1111/jvs.12515.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Vázquez-Selem, L. y Ortega, B., 2010. Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **62**: 359–377.
- Caballero, M., Lozano, S., Ortega, B., Urrutia, J. y Macías, J.L., 1999. Environmental characteristics of Lake Tecocomulco, northern basin of Mexico, for the last 50,000 years: *Journal of Paleolimnology* **22**: 399–411, doi: 10.1023/A:1008012813412.
- Calcote, R., 1988. Identifying forest stand types using pollen from forest hollows: *The Holocene* **8**: 423–432, doi: 10.1191/095968398670894847.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. y González-Torres, E., 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. En: Vega, F.J., Nyborg, Torrey, G., Perrillat, M. del C., Montellano-Ballesteros, M., Cevallos-Ferriz, S.R.S., y Quiroz-Barroso, S.A., Eds. *Studies on Mexican Paleontology*, Springer pp 1–18 .
- Challenger, A. y Soberón, J., 2008. Los ecosistemas terrestres. En: Soberón, J., Halffter, G., y Llorente-Bousquets, J., Eds. *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*, CONABIO. Mexico City pp 87–108 .
- Cheddady, R., Yu, G., Guiot, J., Harrison, S.P. y Prentice, I.C., 1997. The climate of Europe 6000 years ago: *Climate Dynamics* **13**: 1–9, doi: 10.1007/s003820050148.
- Cleveland, W.S. y Devlin, S.J., 1988. Locally Weighted Regression: An Approach to Regression Analysis by Local Fitting: *Journal of the American Statistical Association* **83**: 596–610, doi: 10.2307/2289282.
- Coe, M.D. y Koontz, R., 2008. *Mexico: From the Olmecs to the Aztecs*. Thames & Hudson. 248 pp.

- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. y Fan, J.-X., 2017. International Chronostratigraphic Chart: *Episodes* **36**: 199–204, doi: 10.1111/j.1502-3931.1980.tb01026.x.
- Conserva, M.E. y Byrne, R., 2002. Late Holocene Vegetation Change in the Sierra Madre Oriental of Central Mexico: *Quaternary Research* **58**: 122–129, doi: 10.1006/qres.2002.2348.
- Correa-Metrio, A., Bush, M., Lozano-García, S. y Sosa-Nájera, S., 2013a. Millennial-scale temperature change velocity in the continental northern neotropics: *PLoS ONE* **8**: 1–11, doi: 10.1371/journal.pone.0081958.
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Cabrera, K.R., Sully, S., Brenner, M., Hodell, D.A., Escobar, J. y Guilderson, T., 2012a. Rapid climate change and no-analog vegetation in lowland Central America during the last 86,000 years: *Quaternary Science Reviews* **38**: 63–75, doi: 10.1016/j.quascirev.2012.01.025.
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Pérez, L., Schwalb, A. y Cabrera, K.R., 2011a. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America: *Holocene* **21**: 681–692, doi: 10.1177/0959683610391321.
- Correa-Metrio, A., Dechnik, Y., Lozano-García, S. y Caballero, M., 2014. Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological changes from fossil data sets: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **66**: 135–143.
- Correa-Metrio, A., Lozano-García, S., Xelhuantzi-López, S., Sosa-Nájera, S. y Metcalfe, S.E., 2012b. Vegetation in western Central Mexico during the last 50 000 years: Modern analogs and climate in the Zacapu Basin: *Journal of Quaternary Science* **27**: 509–518, doi: 10.1002/jqs.2540.
- Correa-Metrio, A., Meave, J.A., Lozano-García, S. y Bush, M.B., 2013b. Environmental determinism and neutrality in vegetation at millennial time scales: *Journal of Vegetation Science* **25**: 627–635, doi: 10.1111/jvs.12129.
- Correa-Metrio, A., Urrego, D.H., Cabrera, K.R. y Bush, M.B., 2011b. Paleoecological Analysis: Correa-Metrio, A., Urrego, D.H., Cabrera, K.R. y Bush, M.B., 2012c. paleoMAS: Paleoecological Analysis:
- Cronin, T.M., 1999. *Principles of paleoclimatology*. xiii, 560 p. pp.
- Crutzen, P.J., 2002. Geology of mankind: *Nature* **415**: 2002, doi: 10.1038/415023a.
- Cruz-Cárdenas, G., Villaseñor, J.L., López-Mata, L. y Ortiz, E., 2013. Distribución espacial de la riqueza de especies de plantas vasculares en México: *Revista Mexicana de Biodiversidad* **84**: 1189–1199, doi: 10.7550/rmb.31811.
- Cumming, B.F. y Smol, J.P., 1993. Development of diatom-based salinity models for paleoclimatic research from lakes in British Columbia (Canada). En: van Dam, H., Ed. *Twelfth International Diatom Symposium*, Springer Netherlands pp 179–196 .
- Dansgaard, W., Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N.S., Hammer, C.U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Sveinbjörnsdóttir, Á.E., Jouzel, J. y Bond, G.C., 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record: *Nature* **364**: 218–220, doi: 10.1038/364218a0.
- Deevey, E.S., 1944. Pollen Analysis and Mexican Archaeology: An Attempt to Apply the Method: *American Antiquity* **10**: 135–149, doi: 10.2307/275110.
- Delcourt, H.R. y Delcourt, P.A., 1991. *Quaternary ecology: A paleoecological perspective*. Chapman and Hall. London .
- Eilertsen, O., Okland, R.H., Okland, T., Pedersen, O. y Rune, H., 1990. Data manipulation and gradient length estimation in DCA ordination: *Journal of Vegetation Science* **1**: 261–270, doi: 10.2307/3235663.
- Fairbanks, R.G., Mortlock, R.A., Chiu, T.-C., Cao, L., Kaplan, A., Guilderson, T.P., Fairbanks, T.W.,

- Bloom, A.L., Grootes, P.M. y Nadeau, M.-J., 2005. Radiocarbon calibration curve spanning 0 to 50,000 years BP based on paired $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}/^{238}\text{U}$ and ^{14}C dates on pristine corals: *Quaternary Science Reviews* **24**: 1781–1796.
- Feeley, K.J., Silman, M.R., Bush, M.B., Farfan, W., Cabrera, K.G., Malhi, Y., Meir, P., Revilla, N.S., Quisiyupanqui, M.N.R. y Saatchi, S., 2011. Upslope migration of Andean trees: *Journal of Biogeography* **38**: 783–791, doi: 10.1111/j.1365-2699.2010.02444.x.
- Felde, V.A., Hooghiemstra, H., Torres-Torres, V. y Birks, H.J.B., 2016. Detecting patterns of change in a long pollen-stratigraphical sequence from Funza, Colombia – A comparison of new and traditional numerical approaches: *Review of Palaeobotany and Palynology* **234**: 94–109, doi: 10.1016/j.revpalbo.2016.08.003.
- Feliciano, Z.M., 2000. Mexico's demographic transformation from 1920 to 1990. En: Haines, M.R., y Steckel, R.H., Eds. *A population history of North America*, Cambridge University Press. Cambridge pp 601–630 .
- Ferrari, L., Orozco-Esquivel, T., Manea, V. y Manea, M., 2012. The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone: *Tectonophysics* **522–523**: 122–149, doi: 10.1016/j.tecto.2011.09.018.
- Figueroa-Rangel, B.L., Willis, K.J. y Olvera-Vargas, M., 2008. 4200-years of pine-dominated forest dynamics in the uplands of western-central Mexico: a human or natural legacy? *Ecology* **89**: 1893–1907.
- Franco-Gaviria, J.F., Caballero-Rodríguez, D., Correa-Metrio, A., Pérez, L., Schwalb, A., Cohuo, S. y Macario-Gonzalez, L., 2018. The human impact imprint on the modern pollen spectra of the Maya lands: *Boletín de la Sociedad de Geología Mexicana* **70**: 61–78.
- Ben G. Holt, Jean-Philippe Lessard, Michael K. Borregaard, Susanne A. Fritz, Miguel B. Araújo, Dimitar Dimitrov, Pierre-Henri Fabre, Catherine H. Graham, Gary R. Graves, Knud A. Jønsson, David Nogués-Bravo, Zhiheng Wang, Robert J. Whittaker, Jon Fjeldså, C.R., 2013. To examine the temporal profile of ChC production and their correlation to laminar deployment, we injected a single pulse of BrdU into pregnant Nkx2.1: *Science* **339**: 74–79.
- Gajewski, K., 1993. The role of paleoecology in the study of global climatic change: *Palynology* **79**: 141–151.
- Gauch, H.G.J. y Whittaker, R.H., 1972. Coenocline Simulation: *Ecology* **3**: 446–451, doi: 10.2307/1934231.
- Gavin, D.G., Oswald, W.W., Wahl, E.R. y Williams, J.W., 2003. A statistical approach to evaluating distance metrics and analog assignments for pollen records: *Quaternary Research* **60**: 356–367, doi: 10.1016/S0033-5894(03)00088-7.
- Gentry, A.H., 1982. Patterns of Neotropical Plant Species Diversity: *Evolutionary Biology* 1–84, doi: 10.1007/978-1-4615-6968-8_1.
- Goman, M. y Byrne, R., 1998. A 5000-year record of agriculture and tropical forest clearance in the Tuxtlas, Veracruz, Mexico: *The Holocene* **8**: 83–89, doi: 10.1191/095968398670396093.
- González, C. y Dupont, L.M., 2009. Tropical salt marsh succession as sea-level indicator during Heinrich events: *Quaternary Science Reviews* **28**: 939–946, doi: 10.1016/j.quascirev.2008.12.023.
- Gornitz, V., 2007. *Encyclopedia of Paleoclimatology and ancient environments*. Springer.
- Graham, A., 2010a. *A natural history of the New World: the ecology and evolution of plants in the Americas*. University of Chicago Press. Chicago .
- Graham, A., 2010b. *Late Cretaceous and Cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environments*. Missouri Botanical Garden Press.

- Gräler, B., Pebesma, E. y Heuvelink, G., 2016. Spatio-Temporal Interpolation using gstat: *The R Journal* **8**: 204–218.
- Harrison, S.P. y Sánchez-Goñi, M.F., 2010. Global patterns of vegetation response to millennial-scale variability and rapid climate change during the last glacial period: *Quaternary Science Reviews* **29**: 2957–2980, doi: 10.1016/j.quascirev.2010.07.016.
- Hartshorn, G.S., 1980. Neotropical forest dynamics: *Biotropica* **12**: 23–30, doi: 10.2307/2388152.
- Haug, G.H., Hughen, K.A., Sigman, D.M., Peterson, L.C. y Röhl, U., 2001. Southward Migration of the Intertropical Convergence Zone Through the Holocene: *Science* **293**: 1304–1308.
- Hengl, T., 2009. *A Practical guide to Geostatistical Mapping*. 271 pp.
- Herzschuh, U., Birks, H.J.B., Laepple, T., Andreev, A., Melles, M. y Brigham-grette, J., 2016. the Pliocene-Pleistocene transition in NE Asia: *Nature Communications* **7**: 1–11, doi: 10.1038/ncomms11967.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.J. y Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas: *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Hijmans, R.J., van Etten, J., Mttiuzzi, M., Summer, M., Greenberg, J., Lamiguero, O.P., Bevan, A., Racine, E.B. y Shortridge, A., 2015. raster. Geographic Data Analysis and Modeling:
- Hill, M.O. y Gauch, H.G.J., 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique: *Vegetatio* **42**: 47–58.
- Hodell, D.A., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J.H., Gilli, A., Grzesik, D.A., Guilderson, T.J., Müller, A.D., Bush, M.B., Correa-Metrio, A., Escobar, J. y Kutterolf, S., 2008. An 85-ka record of climate change in lowland Central America: *Quaternary Science Reviews* **27**: 1152–1165, doi: 10.1016/j.quascirev.2008.02.008.
- Hughen, K.A., Eglinton, T.I., Xu, L. y Makou, M., 2004. Abrupt Tropical Vegetation Response to Rapid Climate Changes: *Science* **304**: 1955–1959.
- Imbrie, J. y Kipp, N.G., 1971. A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology: Application to a late Pleistocene Caribbean core. En: Turekian, K.K., Ed. *The Late Cenozoic Glacial Ages*, Yale University Press. New Haven pp 71–181 .
- Imbrie, J. y Webb, T., 1981. Transfer Functions: Calibrating Micropaleontological Data in Climatic Terms. En: Berger, A., Ed. *Climatic Variations and Variability: Facts and Theories*, Springer Netherlands pp 125–134 .
- INEGI, 2018. Instituto Nacional de Estadística y Geografía:
- IPCC, 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA . 1535 pp.
- Israde Alcántara, I., Garduño Monroy, V.H. y Ortega, R., 2002. Paleoambiente lacustre del Cuaternario tardío en el centro del lago de Cuitzeo: *Hydrobiológica* **12**: 62–78.
- Israde Alcántara, I., Velázquez-Durán, R., Lozano-García, S., Bischoff, J., Vázquez, G.D. y Garduño Monroy, V.H., 2010. Evolución Paleolimnológica del Lago Cuitzeo, Michoacán durante el Pleistoceno-Holoceno: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **62**: 345–357.
- Jackson, S.T. y Overpeck, J.T., 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary: *Paleobiology* **26**: 194–220, doi: 10.1666/0094-8373(2000)26[194:ROPPAC]2.0.CO;2.
- Jackson, S.T. y Williams, J.W., 2004. Modern analogs in Quaternary paleoecology: Here today, gone yesterday, gone tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **32**: 495–537, doi: 10.1146/annurev.earth.32.101802.120435.

- Jacobson, G.L. y Grimm, E.C., 2010. A Numerical Analysis of Holocene Forest and Prairie Vegetation in Central Minnesota: *Ecology* **67**: 958–966.
- Jáuregui-Ostos, E., 2000. El Clima de la Ciudad de México: 138.
- Juggins, S., 2015. rioja: Analysis of Quaternary Science Data:
- Kaplan, J.O., Krumhardt, K.M., Ellis, E.C., Ruddiman, W.F., Lemmen, C. y Goldewijk, K.K., 2011. Holocene carbon emissions as a result of anthropogenic land cover change: *Holocene* **21**: 775–791, doi: 10.1177/0959683610386983.
- Koutavas, A. y Lynch-Stieglitz, J., 2005. Variability of the marine ITCZ over the eastern Pacific during the past 30,000 years: Regional perspective and global context. En: Bradley, R.S., y Diaz, H.F., Eds. *The Hadley Circulation: Present Past and Future*, Springer pp 347–369 .
- Lachniet, M.S. y Vázquez-Selem, L., 2005. Last Glacial Maximum equilibrium line altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia, and Venezuela): *Quaternary International* **138–139**: 129–144, doi: 10.1016/j.quaint.2005.02.010.
- Legendre, P. y Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science B. V. Amsterdam . 870 pp.
- Lozano-García, S., Caballero, M., Ortega, B., Rodríguez, A. y Sosa-Nájera, S., 2007. Tracing the effects of the Little Ice Age in the tropical lowlands of eastern Mesoamerica.: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 16200–16203, doi: 10.1073/pnas.0707896104.
- Lozano-García, S. y 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**: 77–93, doi: 10.1016/S0034-6667(97)00046-8.
- Lozano-García, S. y Ortega-Guerrero, B., 1994. Palynological and magnetic susceptibility records of Lake Chalco, central Mexico: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **109**: 177–191, doi: 10.1016/0031-0182(94)90175-9.
- Lozano-García, S., Ortega-Guerrero, B., Caballero, M. y Urrutia-Fucugauchi, J., 1993. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Chalco Lake, Central Mexico: *Quaternary Research* **40**: 332–342.
- Lozano-García, S., Ortega, B., Roy, P.D., Beramendi-Orosco, L. y Caballero, M., 2015. Climatic variability in the northern sector of the American tropics since the latest MIS 3: *Quaternary Research* **84**: 262–271, doi: 10.1016/j.yqres.2015.07.002.
- Lozano-García, S., Sosa-Nájera, S., Sugiura, Y. y Caballero, M., 2005. 23,000 yr of vegetation history of the Upper Lerma, a tropical high-altitude basin in Central Mexico: *Quaternary Research* **64**: 70–82, doi: 10.1016/j.yqres.2005.02.010.
- Lozano-García, S., Torres-Rodríguez, E., Ortega-Guerrero, B., Vázquez, G. y Caballero, M., 2013. Ecosystem responses to climate and disturbances in western central Mexico during the late Pleistocene and Holocene: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **370**: 184–195, doi: 10.1016/j.palaeo.2012.12.006.
- Lozano-García, S. y Vázquez-Selem, L., 2005. A high-elevation Holocene pollen record from Iztaccihuatl volcano, central Mexico: *The Holocene* **15**: 329–338.
- Lozano-García, S. y Xelhuantzi-López, M.S., 1997. Some problems in the late Quaternary pollen records of Central Mexico: Basins of Mexico and Zacapu: *Quaternary International* **43–44**: 117–123, doi: 10.1016/S1040-6182(97)00027-X.
- Mackay, a, Battarbee, R., Birks, H. y Oldfield, F., 2003. Global Change in the Holocene: doi: 10.1029/2004EO200010.
- Maddison, A., 2001. The World Economy: A Millennial Perspective: *Oecd* 384, doi: 10.1787/9789264189980-en.

- Magaña, V.O., Vázquez, J.L., Pérez, J.L. y Pérez, J.B., 2003. Impact of El Niño on precipitation in Mexico: *Geofísica Internacional* **42**: 313–330.
- Magurran, A.E., 2007. Species abundance distributions over time: *Ecology Letters* **10**: 347–354, doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01024.x.
- Magurran, A.E. y Henderson, P.A., 2010. Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages.: *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **365**: 3611–3620, doi: 10.1098/rstb.2010.0285.
- Mann, C.C., 2006. *1491: New revelations of the Americas before Columbus*. Vintage Books. New York . 465 pp.
- Mantua, N.J. y Hare, S.R., 2002. The Pacific Decadal Oscillation: *Journal of Oceanography* **58**: 35–44, doi: 10.1023/A:1015820616384.
- Marchant, R., Almeida, L., Behling, H., Berrio, J.C., Bush, M., Cleef, A., Duivenvoorden, J., Kappelle, M., De Oliveira, P., Teixeira de Oliveira-Filho, A., Lozano-García, S., Hooghiemstra, H., Ledru, M.P., Ludlow-Wiechers, B., Markgraf, V., Mancini, V., Paez, M., Prieto, A., Rangel, O. y Salgado-Labouriau, M.L., 2002. Distribution and ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latin American Pollen Database: *Review of Palaeobotany and Palynology* **121**: 1–75, doi: 10.1016/S0034-6667(02)00082-9.
- Massaferro, J. y Larocque-Tobler, I., 2013. Using a newly developed chironomid transfer function for reconstructing mean annual air temperature at Lake Potrok Aike, Patagonia, Argentina: *Ecological Indicators* **24**: 201–210.
- Massaferro, J., Larocque-Tobler, I., Brooks, S.J., Vandergoes, M., Dieffenbacher-Krall, A. y Moreno, P., 2014. Quantifying climate change in Huelmo mire (Chile, Northwestern Patagonia) during the Last Glacial Termination using a newly developed chironomid-based temperature model: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **399**: 214–224, doi: 10.1016/j.palaeo.2014.01.013.
- Mastretta-Yanes, A., Moreno-Letelier, A., Piñero, D., Jorgensen, T.H. y 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**: 1586–1600, doi: 10.1111/jbi.12546.
- McCaa, R., 2000. The peopling of Mexico from origins to Revolution. En: Haines, R., y Steckel, R.H., Eds. *A population history of North America*, Cambridge University Press. Cambridge pp 241–304 .
- Metcalfe, S.E. y Davies, S., 2007. Deciphering recent climate change in central Mexican lake records: *Climatic Change* **83**: 169–186, doi: 10.1007/s10584-006-9152-0.
- Metcalfe, S.E., Davies, S.J., Braisby, J.D., Leng, M.J., Newton, A.J., Terrett, N.L. y O’Hara, S.L., 2007. Long and short-term change in the Pátzcuaro Basin, central Mexico: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **247**: 272–295, doi: 10.1016/j.palaeo.2006.10.018.
- Metcalfe, S.E., O’Hara, S.L., Caballero, M. y Davies, S.J., 2000. Records of Late Pleistocene Holocene climatic change in Mexico - a review: *Quaternary Science Reviews* **19**: 699–721.
- Miranda, F. y Hernández-X., E., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación: *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**: 29–179.
- Mix, A.C., Bard, E. y Schneider, R., 2001. Environmental processes of the ice age : land , oceans , glaciers (EPILOG): **20**.
- Mosiño-Alemán, P. y García, E., 1974. The Climates of Mexico. En: Bryson, H., y Hare, F.K., Eds. *The Climates of North America*, Elsevier. Amsterdam pp 345–405 .
- Moy, C.M., Seltzer, G.O., Rodbell, D.T. y Anderson, D.M., 2002. Variability of El Niño/Southern

- Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch: *Nature* **420**: 162–165, doi: 10.1038/nature01163.1.
- Nixon, K.C., 1993. The genus *Quercus* in Mexico. En: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A., y Fa, J., Eds. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, Oxford University Press. New York pp 447–458 .
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O’Hara, R.B., Simpson, Gavin, L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. y Wagner, H., 2012. vegan: Community Ecology Package: Oldfield, F. y Alverson, K., 2003. The Societal Relevance of Paleoenvironmental Research. En: Alverson, K., Bradley, R.S., y Pedersen, T., Eds. *Paleoclimate, Global Change and the Future*, Springer pp 1–11 .
- Ortega-Guerrero, B., Lozano-García, S., Herrera-Hernández, D., Caballero, M., Beramendi-Orosco, L., Bernal, J.P., Torres-Rodríguez, E. y 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, doi: 10.1016/j.jsames.2017.09.003.
- Ortega-Guerrero, B. y Newton, A., 1998. Geochemical characterization of late Pleistocene and Holocene tephra layers from the Basin of Mexico, central Mexico.: *Quaternary Research* **50**: 90–106.
- Ortega-Gutierrez, F., Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática y Consejo de Recursos Minerales, 1992. Carta Geológica de la Republica Mexicana:
- Overpeck, J.T., Webb, T. y Prentice, I.C., 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: Dissimilarity coefficients and the method of modern analogs: *Quaternary Research* **23**: 87–108, doi: 10.1016/0033-5894(85)90074-2.
- Park, J., Byrne, R., Böhnelt, H., Molina Garza, R. y Conserva, M., 2010. Holocene climate change and human impact, central Mexico: a record based on maar lake pollen and sediment chemistry: *Quaternary Science Reviews* **29**: 618–632, doi: 10.1016/j.quascirev.2009.10.017.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A. y Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2012. Flora and vegetation of the seasonal dry tropics in Mexico: Origin and biogeographical implications: *Acta Botánica Mexicana* **100**: 149–193.
- Pérez, L., Frenzel, P., Brenner, M., Escobar, J., Hoelzmann, P., Scharf, B. y Schwalb, A., 2011. Late Quaternary (24–10 ka BP) environmental history of the Neotropical lowlands inferred from ostracodes in sediments of Lago Petén Itzá, Guatemala: *Journal of Paleolimnology* **46**: 59–74, doi: 10.1007/s10933-011-9514-0.
- Peterson, L.C., Haug, G.H., Hughen, K.A. y Röhl, U., 2000. Rapid changes in the Hydrologic cycle of the Tropical Atlantic during the Last Glacial: *Science* **290**: 1947–1951.
- Petit, J.R., Raynaud, D., Basile, I., Chappellaz, J., Ritz, C., Delmotte, M., Legrand, M., Lorius, C. y Pe, L., 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica:
- Pollard, H.P., 2005. From Imperial Core to Colonial Periphery: The Lake Pátzcuaro Basin 1400–1800. En: Alexander, R., y Kapecs, S., Eds. *The Late Postclassic to Spanish Era Transition in Mesoamerica*, The University of New Mexico. Albuquerque pp 65–76 .
- von Post, L., 1924. Das genetische System der organogenen Bildungen Schwedens: *Comité international de Pédologie* **22**: 287–304.
- Prange, M., Steph, S., Schulz, M. y Keigwin, L.D., 2010. Inferring moisture transport across Central America: Can modern analogs of climate variability help reconcile paleosalinity records?

- Quaternary Science Reviews* **29**: 1317–1321, doi: 10.1016/j.quascirev.2010.02.029.
- Prentice, I.C., 1980. Multidimensional scaling as a research tool in Quaternary Palynology: A review of theory and methods: *Review of Palaeobotany and Palynology* **31**: 71–104, doi: 10.1016/0034-6667(80)90023-8.
- Quinlan, R. y Smol, J.P., 2001. Setting minimum head capsule abundance and taxa deletion criteria in chironomid-based inference models: *Journal of Paleolimnology* **26**: 327–342, doi: 10.1023/A:1017546821591.
- R Core Team, 2017. Language and Environment for Statistical Computing:
- Rahmstorf, S., 2002. Ocean circulation and climate during the past 120,000 years: *Nature* **419**: 207–214, doi: 10.1038/nature01090.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haflidason, H., Hajdas, I., Hatté, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, E.M., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M. y van der Plicht, J., 2013. IntCal13 and Marine13 Radiocarbon Age Calibration Curves 0–50,000 Years cal BP: *Radiocarbon* **55**: 1869–1887, doi: 10.2458/azu_js_rc.55.16947.
- Richardson, D.M., 1998. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge UK .
- Rull, V., 2009. Microrefugia: *Journal of Biogeography* **36**: 481–484, doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.02023.x.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Mexico City, Mexico . 504 pp.
- Rzedowski, J., 1990. Vegetación potencial. En: *Atlas Nacional de México Volumen II*, Instituto de Geografía. UNAM. México .
- Salas-Morales, S.H. y Meave, J.A., 2012. Elevational patterns in the vascular flora of a highly diverse region in southern Mexico: *Plant Ecology* **213**: 1209–1220, doi: 10.1007/s11258-012-0077-6.
- Salas-Morales, S.H., Meave, J.A. y Trejo, I., 2015. The relationship of meteorological patterns with changes in floristic richness along a large elevational gradient in a seasonally dry region of southern Mexico: *International Journal of Biometeorology* **59**: 1861–1874, doi: 10.1007/s00484-015-0993-y.
- Sanchez-Dzib, Y. de los A., 2011. *Análisis paleoecológico del Holoceno en el lago cráter La Alberca en Tacámbaro, Michoacán*. Master Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City, Mexico . 112 pp.
- Sánchez-Goñi, M.F. y Harrison, S.P., 2010. Millennial-scale climate variability and vegetation changes during the Last Glacial: concepts and terminology: *Quaternary Science Reviews* **29**: 2823–2827.
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M. a., Redford, K.H., Wannebo, A. V. y Woolmer, G., 2002. The Human Footprint and the Last of the Wild: *BioScience* **52**: 891, doi: 10.1641/0006-3568(2002)052[0891:THFATL]2.0.CO;2.
- Sandoval-Montaño, A., 2000. *Análisis palinológico y consideraciones paleoambientales de un sondeo en el exlago de Texcoco, Cuenca de México: Mexico*. Master Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City, Mexico . 198 pp.
- Schäbitz, F., Wille, M., Francois, J.P., Haberzettl, T., Quintana, F., Mayr, C., Lücke, A., Ohlendorf, C., Mancini, V., Paez, M.M., Prieto, A.R. y Zolitschka, B., 2013. Reconstruction of palaeoprecipitation based on pollen transfer functions - the record of the last 16ka from Laguna Potrok Aike, southern Patagonia: *Quaternary Science Reviews* **71**: 175–190, doi: 10.1016/j.quascirev.2012.12.006.

- Sears, P.B., 1952. Palynology in southern North America. I: Archaeological horizons in the basin of Mexico: *Bulletin of the Geological Society of America* **63**: 241–254, doi: [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(1952\)63\[241:PISNAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(1952)63[241:PISNAI]2.0.CO;2).
- Simpson, G.L., 2012. Analogue Methods in Palaeolimnology. En: Birks, H.J.B., Lotter, A.F., Juggins, S., y Smol, J.P., Eds. *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*, Springer pp 495–522 .
- Sosa-Nájera, S., Lozano-García, S., Roy, P.D. y Caballero, M., 2010. Registro de sequías históricas en el occidente de México con base en el análisis elemental de sedimentos lacustres: El caso del lago de Santa María del Oro: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **62**: 437–451.
- Stabler, B., 2015. Package ‘shapefiles’: 1–6.
- Stevens, P.F., 2001. Angiosperm Phylogeny Website:
- Svensson, A., Andersen, K.K., Bigler, M., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Davies, S.M., Johnsen, S.J., Muscheler, R., Parrenin, F., Rasmussen, S.O., Röthlisberger, R., Seierstad, I., Steffensen, J.P. y Vinther, B.M., 2008. A 60 000 year Greenland stratigraphic ice core chronology: *Climate of the Past* **4**: 47–57, doi: 10.5194/cp-4-47-2008.
- Tarasov, L. y Peltier, W.R., 2005. Arctic freshwater forcing of the Younger Dryas cold reversal: *Nature* **435**: 662–665, doi: 10.1038/nature03617.
- Tonello, M.S., Mancini, M.V. y Seppä, H., 2009. Quantitative reconstruction of Holocene precipitation changes in southern Patagonia: *Quaternary Research* **72**: 410–420, doi: 10.1016/j.yqres.2009.06.011.
- Torres-Rodríguez, E., Lozano-García, S. y Figueroa-Rangel, B.L., 2012. Cambio ambiental y respuestas de la vegetación de los últimos 17,000 años en el centro de México: el registro del lago de Zirahuén: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* **29**: 764–778.
- Torres-Rodríguez, E., Lozano-García, S., Roy, P.D., Beramendi-Orosco, L., Correa-Metrio, A. y Caballero, M., 2015. Last Glacial droughts and fire regimes in the central Mexican highlands: *Journal of Quaternary Science* **30**: 88–99, doi: 10.1002/jqs.2761.
- Udvardy, M.D.F., 1975. *A Classification of the Biographical Provinces of the World*. International Union of Conservation of Nature and Natural Resources. Morgues, Switzerland . 49 pp.
- Urrego, D.H., Bush, M.B., Silman, M.R., Correa-Metrio, A., Ledru, M.-P., Mayle, F.E., Paduano, G. y Valencia, B., 2009. Millennial-scale ecological changes in tropical South America since the Last Glacial Maximum. En: Vimeux, F., Sylvestre, F., y Khodri, M., Eds. *Past climate variability from the Last Glacial Maximum to the Holocene in South America and surrounding regions*, Springer pp 283–300 .
- Vázquez-Selem, L. y Heine, K., 2004. Late Quaternary Glaciation of Mexico. En: Ehlers, J., y Gibbard, P.L., Eds. *Quaternary glaciations— Extent and chronology, part III*, Elsevier, South America pp 233–242 .
- Waters, C.N., Zalasiewicz, J., Summerhayes, C., Barnosky, A.D., Poirier, C., Gałuszka, A., Cearreta, A., Edgeworth, M., Ellis, E.C., Ellis, M., Jeandel, C., Leinfelder, R., McNeill, J.R., Richter, D.D.B., Steffen, W., Syvitski, J., Vidas, D., Wagreich, M., Williams, M., Zhisheng, A., Grinevald, J., Odada, E., Oreskes, N. y Wolfe, A.P., 2016. The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene: *Science* **351**: doi: 10.1126/science.aad2622.
- Watts, W.A. y Bradbury, J.P., 1982. Paleocological studies at Lake Patzcuaro on the west-central Mexican Plateau and at Chalco in the basin of Mexico: *Quaternary Research* **17**: 56–70, doi: 10.1016/0033-5894(82)90045-X.
- Willard, D.A., Weimer, L.M. y Riegel, W.L., 2001. Pollen assemblages as paleoenvironmental proxies in the Florida Everglades: *Review of Palaeobotany and Palynology* **113**: 213–235, doi:

10.1016/S0034-6667(00)00042-7.

- Williams, J.W. y Jackson, S.T., 2007. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises: *Frontiers in Ecology and the Environment* **5**: 475–482, doi: 10.1890/070037.
- Zacarías-Eslava, Y. y del Castillo, R.F., 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez, Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático: *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **87**: 13–28.
- Zalasiewicz, J., Waters, C.N., Williams, M., Barnosky, A.D., Cearreta, A., Crutzen, P., Ellis, E., Ellis, M.A., Fairchild, I.J., Grinevald, J., Haff, P.K., Hajdas, I., Leinfelder, R., McNeill, J., Odada, E.O., Poirier, C., Richter, D., Steffen, W., Summerhayes, C., Syvitski, J.P.M., Vidas, D., Wagemann, M., Wing, S.L., Wolfe, A.P., Zhisheng, A. y Oreskes, N., 2014. When did the Anthropocene begin? A mid-twentieth century boundary level is stratigraphically optimal: *Quaternary International* **383**: 196–203, doi: 10.1016/j.quaint.2014.11.045.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. New Jersey . 944 pp.

APÉNDICES

Apéndice A: Registros fósiles del centro de México incluidos en el análisis

Fossil records from central Mexico included in the analyses. Zones are classified in higher elevation (HE, localities above 2500 m asl), mid-elevations (ME, between 2000 and 2500 m asl) and lower-elevation lands (LE, below 2000 m asl).; Loc = Location in fig. 1.1; Elev. = Elevation; TS = Time Span; NS = Number of samples in the core; ET = total number of taxa (richness); MV = Modern vegetation type (Challenger and Soberón, 2008): AG = Alpine Grasslands; TF = Temperate forest; XS = Xerophytic Shurb land; DF = Deciduous Forest; EG = Evergreen Forest. Cores are coded after its original publications as: CAT = Catemaco Lake; CHB, CHD and CHE = Chalco Lake, cores B, D and E respectively; COF = Cofre de Perote; CUI = Cuitzeo lake; CHG = Lake Chignahuapan on Lerma basin; MRA = El Marrano; PAT = Patzcuaro; TAC = Tacámbaro; TXA and TXB = Texcoco cores A and B; ZCP, ZCA and ZCX = Zacapu lake cores: Central, Cantabria shore and X shore; ZIR and ZIA = Zirahuén lake cores MOLE-ZIR03 and ZIR03-I, respectively.

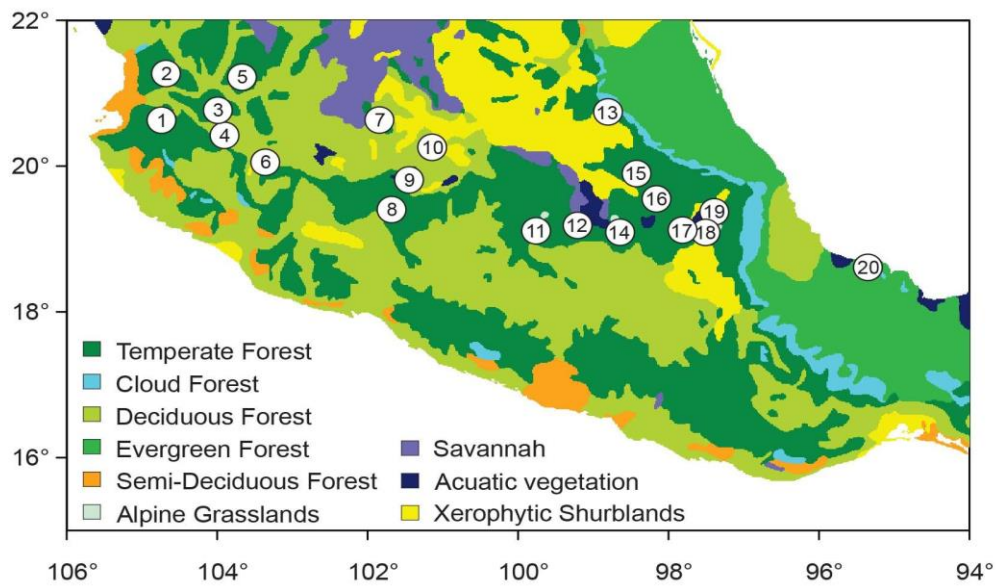
| Group | Loc | Core | Lon °N | Lat °W | Elev (masl) | TS (ka) | NS | ET | MV | Reference |
|-------|-----|------|-----------|------------|-------------|---------|-----|-----|----|--|
| HE | 1 | COF | 19°30.07' | 97° 09.31' | 3717 | 12.9 | 46 | 21 | AG | (Aguirre Navarro 2013) |
| | 2 | MRA | 19°12.21' | 98°39.34' | 3860 | 9.7 | 45 | 46 | AG | (Lozano-García & Vázquez-Selem 2005) |
| | 3 | CHG | 19°10' | 99°32' | 2570 | 27.6 | 54 | 50 | TF | (Lozano-García et al. 2005) |
| ME | 4 | CHB | 19°15' | 99°00' | 2200 | 28.5 | 106 | 31 | TF | (Lozano-García et al. 1993) |
| | 4 | CHD | 19°15' | 99°00' | 2200 | 25.7 | 118 | 32 | TF | (Lozano-García & Ortega-Guerrero 1994) |
| | 4 | CHE | 19°15' | 99°00' | 2200 | 20.2 | 149 | 115 | TF | (Correa-Metrio et al. 2013) |
| | 5 | TXA | 19°30' | 99°00' | 2330 | 45.5 | 54 | 34 | AG | (Sandoval 2000) |
| | 5 | TXB | 19°30' | 99°00' | 2330 | 32.8 | 75 | 27 | AG | (Lozano-García & Ortega-Guerrero 1998) |
| | 6 | ZIR | 19°27.12' | 101°44.67' | 2075 | 11.4 | 72 | 79 | TF | (Lozano-García et al. 2013) |
| | 6 | ZIA | 19°27.12' | 101°44.67' | 2075 | 16.7 | 88 | 24 | TF | (Lozano-García et al. 2013) |
| LE | 7 | PAT | 19°36' | 101°65' | 2044 | 48.2 | 64 | 45 | TF | (Watts & Bradbury 1982) |
| | 8 | ZCP | 19°5' | 101°40' | 1970 | 53.3 | 58 | 43 | TF | (Correa-Metrio et al. 2012) |
| | 8 | ZCA | 19°50' | 101°40' | 1970 | 19.5 | 52 | 59 | TF | (Correa-Metrio et al. 2012) |
| | 8 | ZCX | 19°50' | 101°40' | 1970 | 8.6 | 94 | 33 | TF | (Correa-Metrio et al. 2012) |
| | 9 | CUI | 19°55' | 101°10' | 1880 | 130 | 179 | 46 | XS | (Israde Alcántara et al. 2010) |
| | 10 | TAC | 19°12.7' | 101°27.5' | 1680 | 9.1 | 81 | 38 | DF | (Sánchez Dzib 2011) |
| | 11 | CAT | 19°30' | 95°00' | 340 | 7.8 | 22 | 57 | EG | (Byrne & Horn 1989) |

Apéndice B: Registros polínicos modernos

Parameters of modern records (Correa-Metrio et al. 2013), MV = Modern Vegetation type (Challenger and Soberón, 2008), and HII = Human Impact Index (Sanderson et al. 2002); in the context of modern vegetation (Challenger and Soberón, 2008, Rzedowski 2006).

| Location | Lake | Lat °N | Lon °W | Elevation (m asl) | MV | HII |
|----------|---------------------|--------|--------|-------------------|----|-----|
| 1 | Juanacatlan | 20.63 | 104.74 | 1994 | TF | 25 |
| 2 | San Pedro | 21.2 | 104.73 | 1245 | TF | 26 |
| 2 | Tepeltitic | 21.27 | 104.68 | 1430 | TF | 18 |
| 2 | Santa Maria del Oro | 21.37 | 104.57 | 733 | TF | 29 |
| 3 | Colorada | 20.77 | 103.99 | 1366 | TF | 14 |
| 4 | San Martin | 20.42 | 103.9 | 1340 | DF | 32 |
| 5 | Atotonilco 2 | 21.22 | 103.67 | 1349 | TF | 18 |
| 6 | Santa Gertrudis | 20.05 | 103.36 | 1719 | DF | 22 |
| 6 | Sayula | 19.95 | 103.36 | 1345 | TF | 22 |
| 6 | Camaleon | 20.04 | 103.28 | 1867 | DF | 22 |
| 7 | La Vega | 20.63 | 101.85 | 1262 | DF | 14 |
| 8 | Zirahuen mod | 19.45 | 101.73 | 2082 | TF | 14 |
| 8 | Patzcuaro 2 | 19.56 | 101.63 | 2041 | TF | 34 |
| 8 | Burro | 19.42 | 101.5 | 2708 | TF | 18 |
| 8 | Tacambaro | 19.21 | 101.47 | 1517 | TF | 18 |
| 8 | Alberca | 19.21 | 101.46 | 1475 | TF | 18 |
| 9 | Teremendo | 19.81 | 101.45 | 2058 | DF | 26 |
| 10 | Parangueo | 20.43 | 101.25 | 1687 | DF | 18 |
| 10 | Yuriria 2 | 20.23 | 101.13 | 1730 | DF | 38 |
| 10 | Yuriria 3 | 20.24 | 101.13 | 1730 | DF | 34 |
| 11 | Toluca sol | 19.11 | 99.76 | 4206 | AG | 18 |
| 11 | Toluca luna | 19.11 | 99.75 | 4218 | AG | 18 |
| 12 | Zempoala 2 | 19.06 | 99.32 | 2832 | TF | 18 |
| 12 | Zempoala 3 | 19.05 | 99.32 | 2817 | TF | 18 |
| 12 | Zempoala | 19.32 | 99.31 | 2804 | TF | 31 |
| 12 | Parres | 19.15 | 99.17 | 2948 | TF | 26 |
| 13 | Meztitlan | 20.68 | 98.87 | 1255 | XS | 18 |

| | | | | | | |
|----|---------------|-------|-------|------|----|----|
| 13 | Atezca | 20.81 | 98.75 | 1288 | CF | 14 |
| 14 | Edo_Mexico1 | 19.09 | 98.65 | 3748 | TF | 14 |
| 14 | Edo_Mexico2 | 19.09 | 98.65 | 3748 | TF | 14 |
| 15 | Tecocomulco | 19.88 | 98.42 | 2547 | TF | 18 |
| 15 | Tecoconulco 1 | 19.87 | 98.4 | 2547 | TF | 14 |
| 16 | Atlangatepec | 19.55 | 98.16 | 2487 | TF | 22 |
| 17 | Paso Cortés | 19.12 | 97.82 | 2514 | TF | 18 |
| 18 | Aljojuca | 19.09 | 97.54 | 2379 | XS | 31 |
| 18 | San Miguel | 19.12 | 97.54 | 2368 | XS | 31 |
| 19 | Alchichica | 19.41 | 97.4 | 2330 | XS | 18 |
| 19 | Preciosa | 19.37 | 97.39 | 2340 | XS | 14 |
| 19 | Quechulac | 19.37 | 97.35 | 2333 | XS | 18 |
| 20 | Lago Verde | 18.61 | 95.35 | 116 | EG | 33 |



Apéndice C: Fechas de radiocarbono originales y re-calibradas

Chronological control for the fossil records used in the analysis. The table shows radiocarbon and calibrated ages and the figure shows the constructed chronologies for each record.

| Core | Reference | Depth (cm) | Dated Material | Radiocarbon Age (¹⁴ C yr) | Age (Cal yr BP) |
|------|--|-------------|----------------|---------------------------------------|-----------------|
| COF | (Aguirre Navarro, 2013) | 90 | sediment | 2219 ± 51 | 2238 ± 77 |
| | | 166 | wood | 3500 ± 44 | 3773 ± 73 |
| | | 362 | wood | 8873 ± 62 | 9994 ± 145 |
| MRA | (Lozano-García and Vázquez-Selem, 2005) | 85 | Pollen | 3460 ± 50 | 3719 ± 71 |
| | | 296 | Charcoal | 8870 ± 80 | 9980 ± 170 |
| | | 339 | charcoal | 9290 ± 150 | 10487 ± 204 |
| CHG | (Caballero et al., 2002) | 90-95 | bulk | 1200 ± 195 | 1115 ± 194 |
| | | 195-200 | bulk | 4560 ± 45 | 5267 ± 87 |
| | | 376-378 | bulk | 8630 ± 80 | 9581 ± 77 |
| | | 442-445 | bulk | 9950 ± 180 | 11433 ± 300 |
| | | 549-551 | bulk | 11850 ± 110 | 13691 ± 99 |
| | | 887-889 | bulk | 21500 ± 160 | 25831 ± 249 |
| CHB | (Lozano-García et al., 1993) | 255 | org.sediment | 10528 ± 74 | 12476 ± 101 |
| | | 318-323 | org.sediment | 12 800 ± 90 | 14914 ± 133 |
| | | 751-757 | org.sediment | 17 450 ± 170 | 20640 ± 210 |
| | | 900-910 | org.sediment | 21 600 ± 1050 | 25896 ± 1322 |
| | | 1120 | org.sediment | 22 720 ± 220 | 27290 ± 282 |
| | | 1420 | org.sediment | 26 910 ± 600 | 32208 ± 659 |
| CHD | (Lozano-García et al., 1993) | 84-92 | org.sediment | 5535 ± 129 | 6322 ± 126 |
| | | 165-175 | org.sediment | 5672 ± 196 | 6466 ± 212 |
| | | 253-260 | org.sediment | 9395 ± 255 | 10648 ± 360 |
| | | 346-356 | org.sediment | 12520 ± 1135 | 14568 ± 1394 |
| | | 427-437 | org.sediment | 14610 ± 470 | 17365 ± 788 |
| | | 630-640 | org.sediment | 16903 ± 243 | 20066 ± 272 |
| | | 658-667 | org.sediment | 17050 ± 163 | 20229 ± 174 |
| CHE | (Correa-Metrio et al., 2013; Ortega-Guerrero et al., 2000) | 80 | wood | 2645 ± 55 | 2756 ± 35 |
| | | 175 | wood | 6800 ± 70 | 7640 ± 54 |
| | | 255 | wood | 8315 ± 115 | 9314 ± 151 |
| | | 323 | wood | 9370 ± 90 | 10589 ± 126 |
| | | 359 | wood | 9900 ± 80 | 11300 ± 105 |
| | | 411 | wood | 9767 ± 75 | 11192 ± 65 |
| | | 480 | wood | 11414 ± 78 | 13264 ± 99 |
| | | 568 | wood | 12952 ± 99 | 15088 ± 147 |
| | | 623 | wood | 12454 ± 100 | 14385 ± 206 |
| | | 708 | wood | 14013 ± 129 | 16360 ± 216 |
| | | 728 | wood | 13988 ± 100 | 16321 ± 180 |
| | | 755 | wood | 14293 ± 92 | 16792 ± 171 |
| | | 802 | wood | 14915 ± 102 | 17934 ± 247 |
| 871 | wood | 15493 ± 130 | 18712 ± 126 | | |
| 988 | wood | 15239 ± 104 | 18478 ± 141 | | |
| TXA | (Sandoval, 2000) | 50-55 | sediment | 6120 ± 70 | 7864 ± 102 |
| | | 85-90.4 | sediment | 7600 ± 70 | 9447 ± 45 |

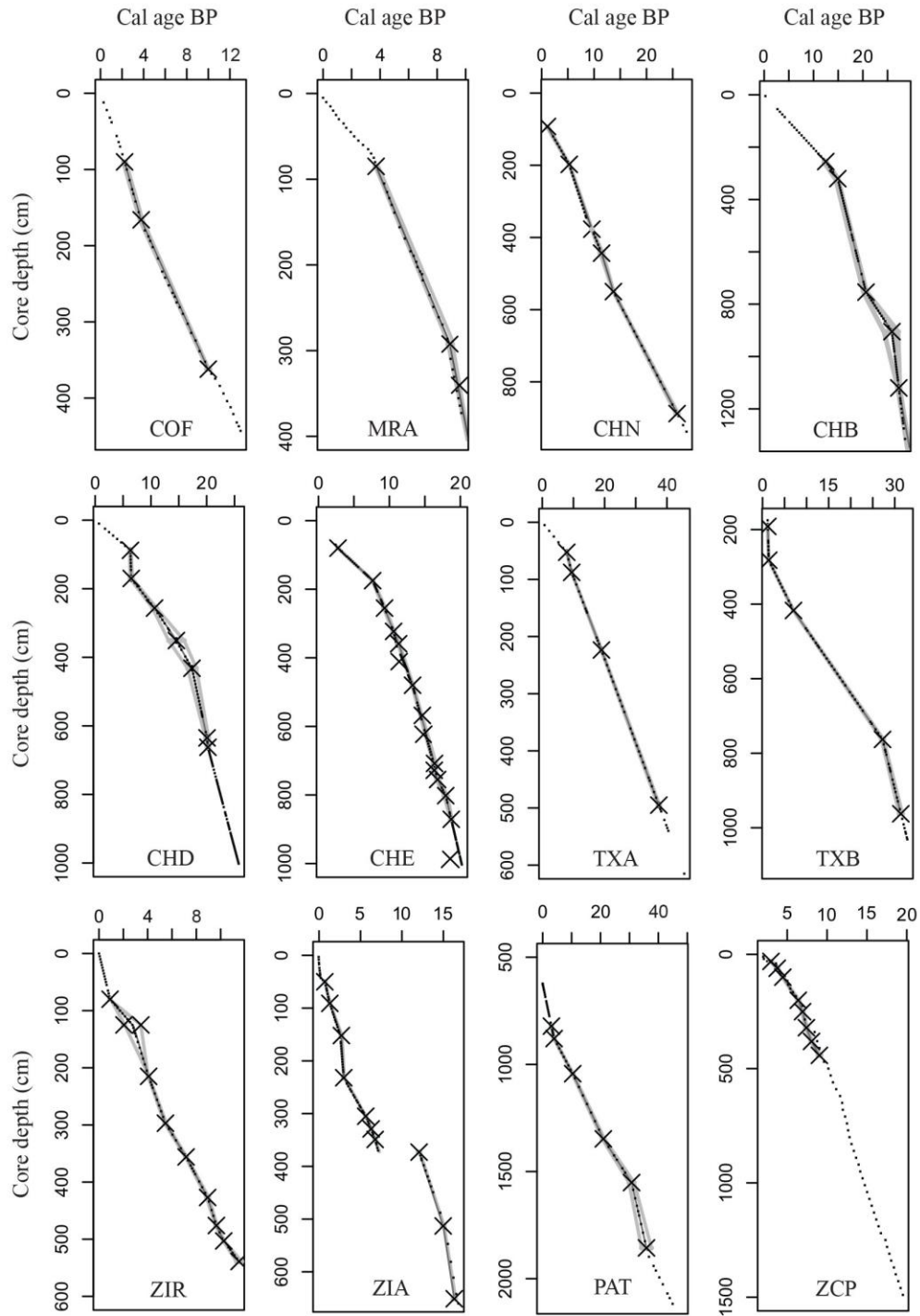
| | | | | | |
|------|---|--------------|---------------|--------------|--------------|
| | | 221-226 | sediment | 13520 ± 60 | 18995 ± 131 |
| | | 492-498 | sediment | 26640 ± 170 | 37417 ± 283 |
| TXB | (Lozano-García and Ortega-Guerrero, 1998) | 190-193 | pollen | 1255 ± 45 | 1194 ± 61 |
| | | 280-284 | pollen | 1525 ± 55 | 1405 ± 59 |
| | | 410-415 | pollen | 6140 ± 60 | 7021 ± 90 |
| | | 761-765 | pollen | 22660 ± 205 | 27222 ± 267 |
| | | 961-964 | pollen | 26135 ± 335 | 31377 ± 388 |
| ZIR | (Lozano-García et al., 2013) | 80 | pollen | 990 ± 40 | 913 ± 39 |
| | | 125 | pollen | 2090 ± 40 | 2055 ± 61 |
| | | 125 | pollen | 3230 ± 40 | 3442 ± 41 |
| | | 215 | org. sediment | 3732 ± 26 | 4080 ± 45 |
| | | 297 | org. sediment | 4725 ± 27 | 5463 ± 73 |
| | | 356 | org. sediment | 6235 ± 38 | 7161 ± 54 |
| | | 427 | org. sediment | 8014 ± 48 | 8932 ± 92 |
| | | 476 | pollen | 8710 ± 40 | 9650 ± 64 |
| | | 503 | pollen | 9130 ± 40 | 10256 ± 35 |
| | | 539 | org. sediment | 10020 ± 100 | 11516 ± 217 |
| ZIA | (Ortega et al., 2010) | 50 | bulk | 770 ± 50 | 694 ± 31 |
| | | 91 | bulk | 1390 ± 40 | 1300 ± 21 |
| | | 152 | bulk | 2550 ± 40 | 2695 ± 64 |
| | | 232 | bulk | 2870 ± 40 | 2982 ± 61 |
| | | 305 | bulk | 4910 ± 40 | 5632 ± 33 |
| | | 329 | bulk | 5490 ± 40 | 6285 ± 26 |
| | | 349 | bulk | 5950 ± 40 | 6769 ± 51 |
| | | 373 | bulk | 10290 ± 60 | 12065 ± 103 |
| | | 513 | bulk | 12850 ± 50 | 14972 ± 104 |
| 651 | bulk | 13980 ± 80 | 16307 ± 157 | | |
| PAT | (Watts and Bradbury, 1982) | 821.5 | n.s. | 2890 ± 80 | 3021 ± 121 |
| | | 879.5 | n.s. | 3640 ± 80 | 3956 ± 109 |
| | | 1043.5 | n.s. | 9210 ± 150 | 10385 ± 188 |
| | | 1347.5 | n.s. | 17700 ± 300 | 20970 ± 403 |
| | | 1551.5 | n.s. | 25600 ± 750 | 30738 ± 907 |
| | | 1856.5 | n.s. | 30500 ± 1700 | 35884 ± 1711 |
| 2110 | n.s. | 44100 -- | -- | | |
| ZCP | (Paredes, 1994) | 31 | peat | 2855 ± 55 | 2964 ± 79 |
| | | 61 | peat | 3480 ± 80 | 3747 ± 107 |
| | | 100 | peat | 3990 ± 60 | 4451 ± 75 |
| | | 201 | peat | 5605 ± 100 | 6386 ± 99 |
| | | 251 | peat | 6070 ± 75 | 6926 ± 102 |
| | | 321 | peat | 6505 ± 145 | 7411 ± 125 |
| | | 381 | peat | 7240 ± 100 | 8054 ± 101 |
| 442 | peat | 8110 ± 115 | 9036 ± 164 | | |
| ZCA | (Ortega-Guerrero et al., 2002) | 85 | sediment | 4700 ± 40 | 5428 ± 73 |
| | | 120 | pollen | 5390 ± 40 | 6203 ± 50 |
| | | 170 | pollen | 4840 ± 80 | 5579 ± 77* |
| | | 302 | sediment | 9750 ± 40 | 11191 ± 25 |
| | | 486 | pollen | 24400 ± 190 | 29185 ± 251 |
| | | 560 | sediment | 34840 ± 830 | 40179 ± 806 |
| | | 782 | sediment | 40420 ± 1310 | 45095 ± 1156 |
| 860 | sediment | 45820 ± 1310 | NA | | |

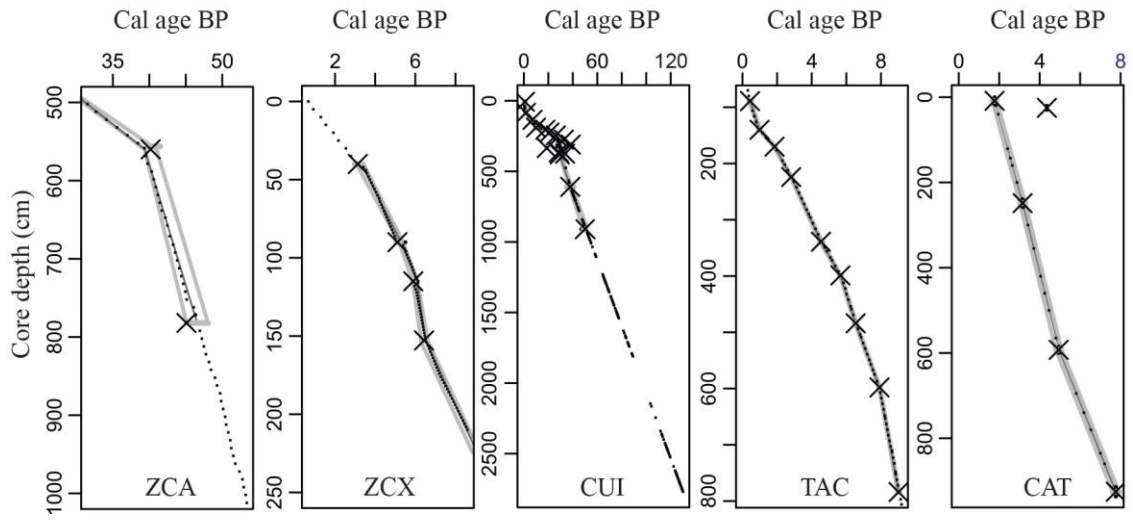
| | | | | | |
|-----|---------------------------------|--------------|----------------|--------------|--------------|
| | | 945 | sediment | 46730 ± 1450 | NA |
| ZCX | (Newton et al., 2005) | 40 | org.sediment | 2840 ± 90 | 2893 ± 19 |
| | | 90 | org.sediment | 4580 ± 60 | 5297 ± 70 |
| | | 115 | org.sediment | 5140 ± 30 | 5900 ± 30 |
| | | 160 | org.sediment | 5800 ± 20 | 6692 ± 58 |
| CUI | (Israde Alcántara et al., 2010) | 7 | org.sediment | 930 ± 55 | 848 ± 69 |
| | | 85 | org.sediment | 1755 ± 115 | 1669 ± 137 |
| | | 135 | org.sediment | 6165 ± 70 | 7057 ± 103 |
| | | 190 | org.sediment | 8830 ± 215 | 9897 ± 303 |
| | | 205 | org.sediment | 14720 ± 50 | 17540 ± 175 |
| | | 225 | org.sediment | 17605 ± 215 | 20835 ± 285 |
| | | 245 | org.sediment | 21730 ± 70 | 26151 ± 115 |
| | | 275 | org.sediment | 27360 ± 130 | 32689 ± 207 |
| | | 310 | org.sediment | 32940 ± 190 | 38339 ± 242 |
| | | 335 | org.sediment | 15500 ± 130 | 18718 ± 127* |
| | | 365 | org.sediment | 23870 ± 100 | 28588 ± 176 |
| | | 375 | org.sediment | 28289 ± 120 | 33668 ± 194 |
| | | 380 | org.sediment | 24490 ± 190 | 29293 ± 260* |
| | | 610 | org.sediment | 32565 ± 2855 | 37902 ± 2801 |
| 870 | org.sediment | 45110 ± 940 | NA* | | |
| 910 | org.sediment | 42400 ± 1000 | 46815 ± 884 | | |
| TAC | (Sanchez Dzib, 2011) | 89 | pollen | 370 ± 40 | 437 ± 61 |
| | | 140 | vegetal matter | 1090 ± 40 | 988 ± 41 |
| | | 170 | pollen | 1910 ± 40 | 1854 ± 42 |
| | | 224 | pollen | 2730 ± 40 | 2815 ± 41 |
| | | 339 | pollen | 4060 ± 40 | 4532 ± 73 |
| | | 399 | pollen | 4940 ± 40 | 5657 ± 41 |
| | | 484 | pollen | 5750 ± 40 | 6539 ± 59 |
| | | 598 | pollen | 7080 ± 40 | 7917 ± 38 |
| 784 | pollen | 8090 ± 50 | 9016 ± 49 | | |
| CAT | (Byrne and Horn, 1989) | 8.5 | bulk | 1840 ± 90 | 1771 ± 106 |
| | | 25 | bulk | 3920 ± 100 | 4358 ± 143* |
| | | 248.5 | bulk | 2980 ± 90 | 3157 ± 136 |
| | | 592.5 | bulk | 4360 ± 100 | 4941 ± 144 |
| | | 925.5 | bulk | 6930 ± 170 | 7764 ± 157 |

n. s. = Not specified

Apéndice D: Modelos cronológicos con interpolación lineal

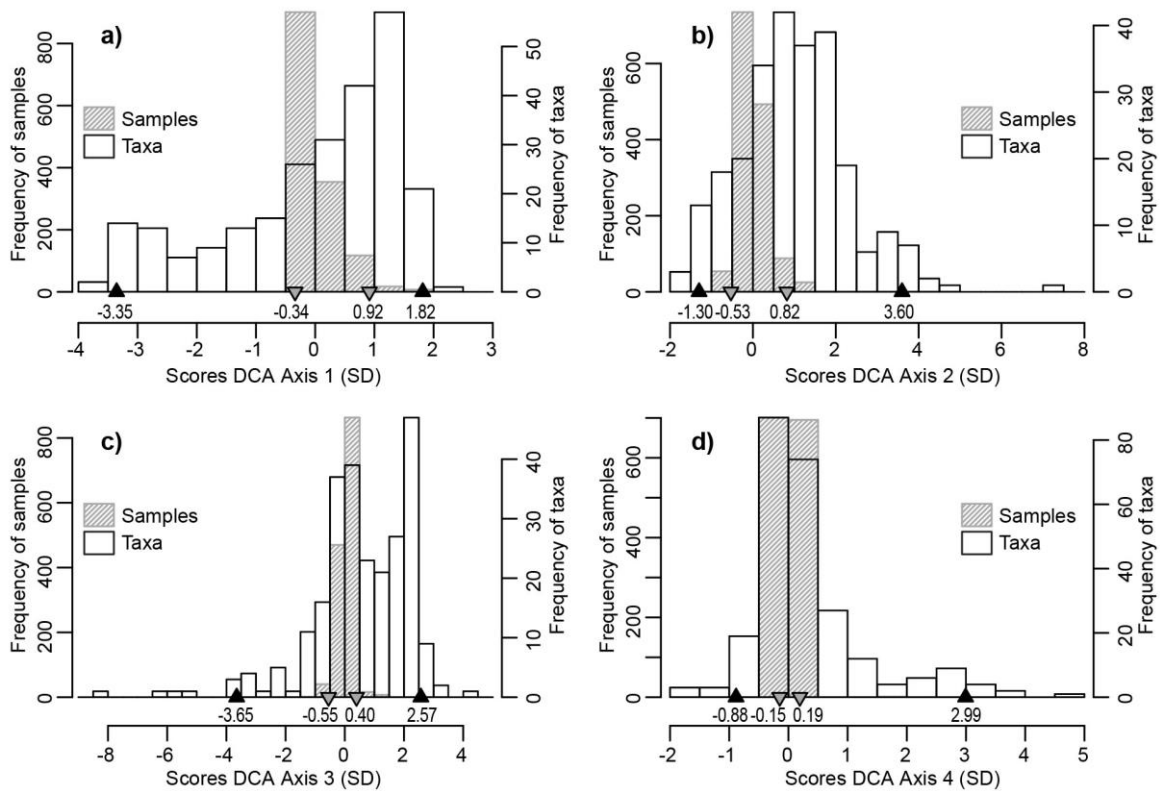
Chronological models for the fossil records using linear interpolation between dated samples





Apéndice E: Distribución de frecuencias de los puntajes de taxa y muestras a lo largo de los cuatro ejes del DCA

Frequency distribution of scores for taxa and samples along the first four axes of the Detrended Correspondence Analysis (DCA). Triangles show the 95% observed confidence interval (i.e. percentiles 2.5 and 97.5%) for taxa (black) and samples (grey) for DCA a) Axis 1, b) Axis 2, c) Axis 3, and d) Axis 4.



Apéndice F: Propiedades de los ejes del DCA

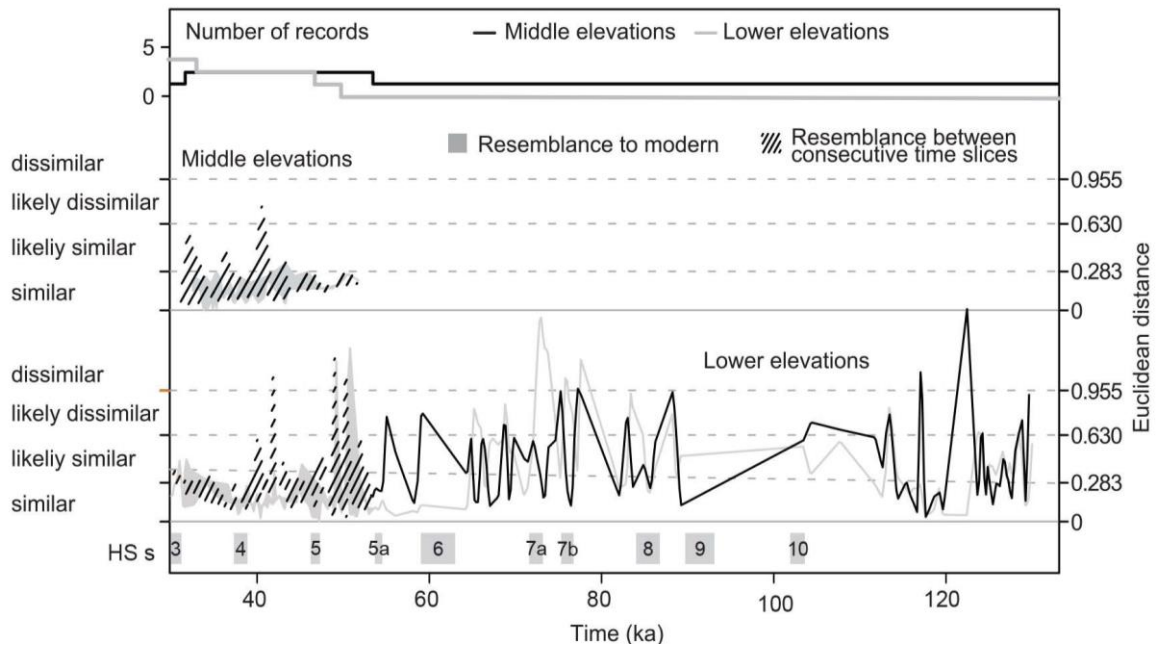
Eigenvalues and axis lengths of the detrended correspondence analysis

| DCA | Axis 1 | Axis 2 | Axis 3 | Axis 4 |
|-------------------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Eigenvalue | 0.238 (0.135) | 0.185 (0.112) | 0.143 (0.101) | 0.139 (0.094) |
| Axis length for taxa (SD)* | 5.17 | 4.90 | 6.22 | 3.87 |
| Axis length for all samples (SD) | 2.26 (44%) | 2.60 (53%) | 2.33 (37%) | 1.82 (47%) |
| Axis length for modern samples (SD) | 1.19 (23%) | 1.79 (37%) | 1.20 (19%) | 0.15 (4%) |
| Axis length for fossil samples (SD) | 2.26 (44%) | 2.60 (53%) | 2.33 (37%) | 1.82 (47%) |

Apéndice G: Registro de Análogos modernos y recambio composicional anteriores a 30 ka antes del presente

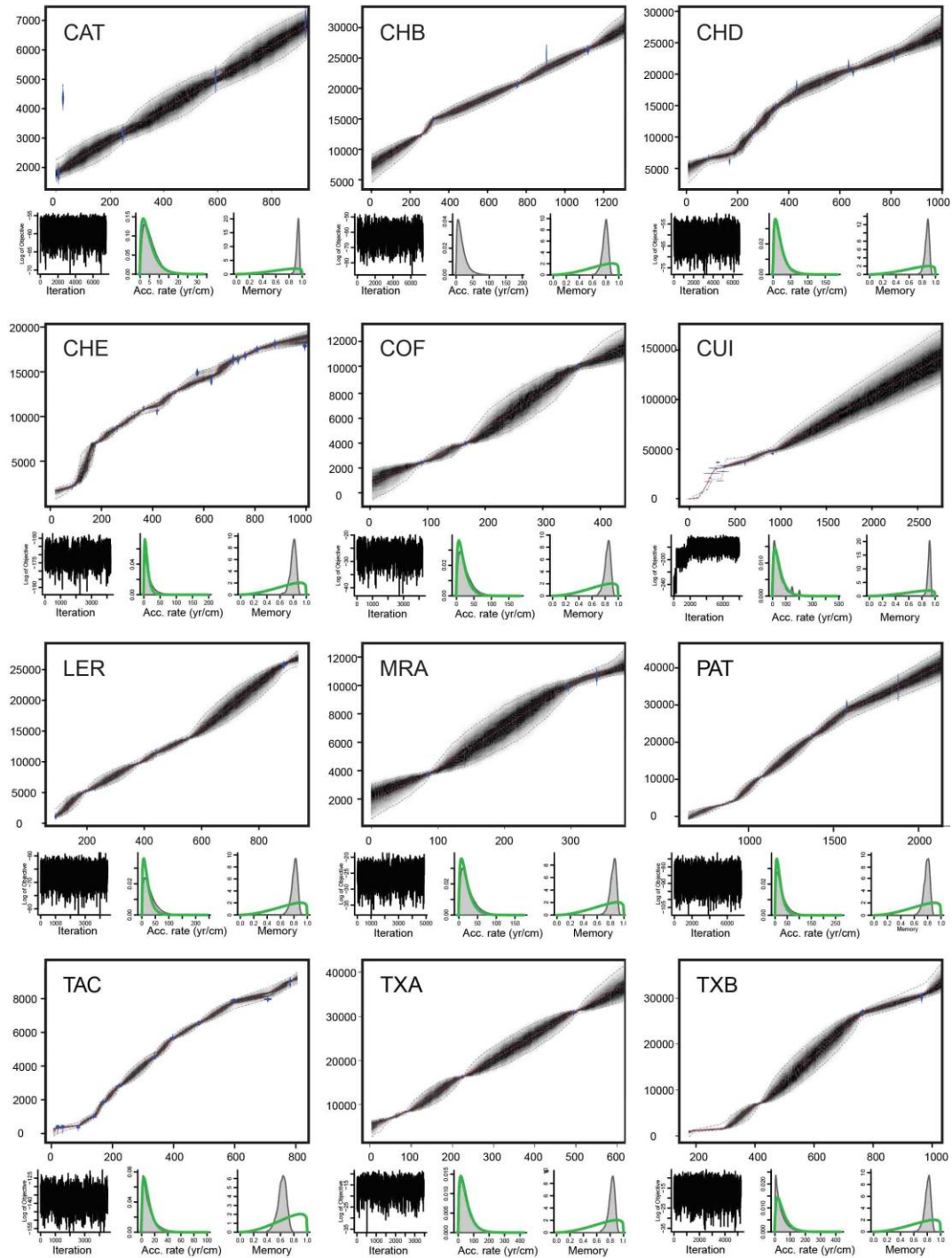
Records beyond 30 thousand years before present. Amplitude of modern analogs (grey area) and compositional turnover (dashed area), on records older than 30 ka in lower lands of central Mexico

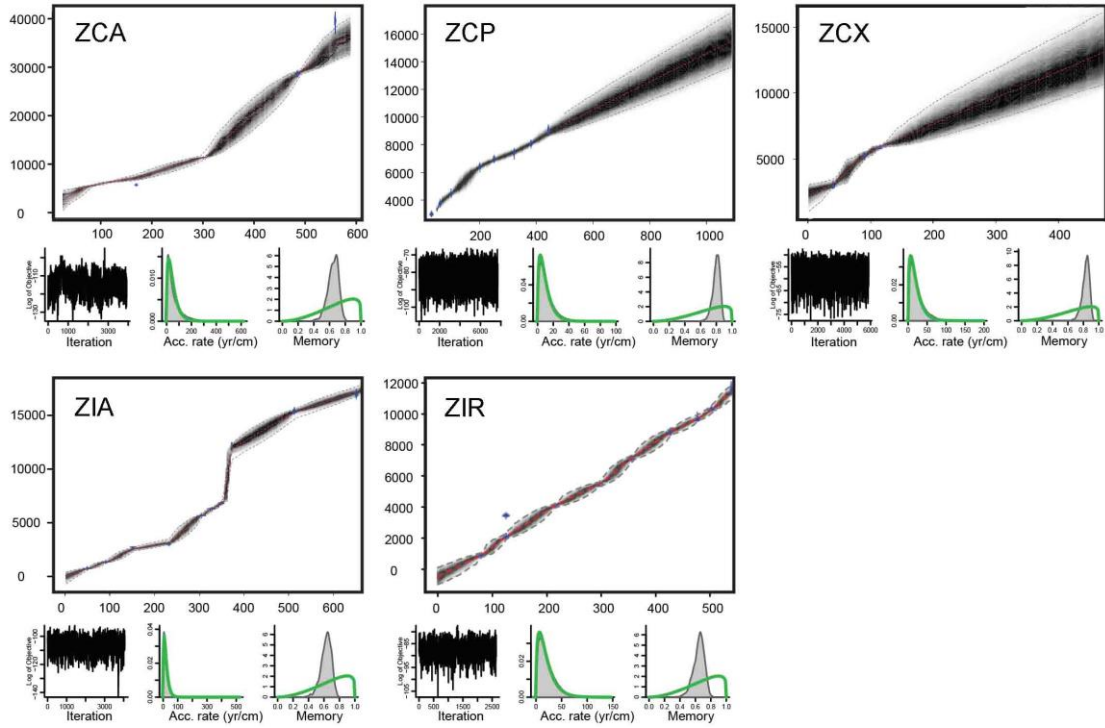
From 130 to 30 ka



Apéndice H: Modelos cronológicos bayesianos (Bacon)

Age models obtained by Bacon (Blaauw y Christeny, 2011) and parameters of the estimation.





| Core | acc.shape | Acc.mean | Mem.strength | Mem.mean | n. sections | Length sections |
|------|-----------|----------|--------------|----------|-------------|-----------------|
| CAT | 1.5 | 5 | 4 | 0.7 | 19 | 50 |
| CHB | 1.5 | 20 | 4 | 0.7 | 66 | 20 |
| CHD | 1.5 | 20 | 4 | 0.7 | 34 | 30 |
| CHE | 1.5 | 10 | 4 | 0.7 | 50 | 20 |
| COF | 1.5 | 10 | 4 | 0.7 | 22 | 20 |
| CUI | 1.5 | 50 | 4 | 0.7 | 56 | 50 |
| LER | 1.5 | 20 | 4 | 0.7 | 43 | 20 |
| MRA | 1.5 | 20 | 4 | 0.7 | 20 | 20 |
| PAT | 1.5 | 20 | 4 | 0.7 | 75 | 20 |
| TAC | 1.5 | 10 | 4 | 0.7 | 80 | 10 |
| TXA | 1.5 | 50 | 4 | 0.7 | 31 | 20 |
| TXB | 1.5 | 50 | 4 | 0.7 | 43 | 20 |
| ZCA | 1.5 | 50 | 4 | 0.7 | 57 | 10 |
| ZCP | 1.5 | 10 | 4 | 0.7 | 52 | 20 |
| ZCX | 1.5 | 20 | 4 | 0.7 | 24 | 20 |
| ZIA | 1.5 | 20 | 4 | 0.7 | 66 | 10 |
| ZIR | 1.5 | 20 | 4 | 0.7 | 54 | 10 |

Apéndice I. Taxa polínicos registrados en las localidades modernas

| | Abies | Acacia | Acanthaceae | Alchornea | Alnus | Alternanthera | Amaranthaceae_Chenopodiaceae | Amaryllidaceae | Ambrosia | Anacardiaceae | Apiaceae | Apocynaceae | Araliaceae | Arenaria | Artemisia | Asteraceae | Begoniaceae | Bignoniaceae | Bocconia | Brassicaceae |
|---------------|-------|--------|-------------|-----------|-------|---------------|------------------------------|----------------|----------|---------------|----------|-------------|------------|----------|-----------|------------|-------------|--------------|----------|--------------|
| Alberca | * | | * | | * | | * | | * | | * | | | | | * | * | | * | * |
| Alchichica | * | | | * | * | | * | * | * | * | | | | | | * | * | * | | * |
| Aljojuca | | * | | * | * | | * | | * | * | | | | | | * | | * | | * |
| Atezca | * | | | * | * | | * | * | * | * | | | | | | * | * | * | | * |
| Atlangatepec | | | | * | * | | * | | * | | | | | | | * | | | | * |
| Atotonilco_2 | * | | | * | * | | * | | * | * | | | | | | * | | | | * |
| Burro | * | | | * | * | | * | | * | | * | | | | | * | * | | | |
| Camaleón | | | | * | * | * | * | * | * | * | | | | | | * | | * | | * |
| Colorada | | * | | * | * | * | * | | * | | | | | | | * | | * | | |
| Edo_Mex1 | * | | | * | * | | * | | * | | | | | | | * | * | | | |
| Edo_Mex2 | | * | | * | * | | * | | * | | | | | | | * | | | | * |
| Juanacatlán | * | | | * | * | | * | | * | * | | | * | | | * | * | | * | * |
| La Vega | | | | * | * | * | * | | * | | | | | | | * | | | | * |
| Lago Verde | | | | * | * | * | * | * | * | | | * | | | | * | * | * | | * |
| Metztitlán | | * | | * | * | * | * | * | * | | | | | | | * | | * | | * |
| Parangueo | | | | * | * | | * | | * | * | * | | | | | * | | | | * |
| Parres | | | | * | * | | * | | * | | | | | | | * | | | | |
| Paso Cortes | | | | * | * | | * | | * | | | | | | | * | | | | |
| Patzcuaro_2 | * | | | * | * | | * | | * | | | | | | | * | | * | * | * |
| Preciosa | | * | | * | * | | * | | * | | * | | | | | * | | * | * | * |
| Quechulac | * | * | | * | * | | * | | * | * | | | | | | * | | * | | * |
| San Martin | | * | | * | * | | * | | * | | | | | | | * | | * | | |
| San Miguel | * | | | * | * | | * | * | * | * | | | | | | * | | * | | * |
| San Pedro | | * | | * | * | | * | | * | * | * | | | | | * | | * | | * |
| Sta Gertrudis | | | | * | * | | * | | * | * | * | | | | | * | | * | | * |
| Sta. Ma Oro | | * | | * | * | | * | * | * | | | | | | | * | | | | |
| Sayula | | * | | * | * | | * | | * | | | | | | | * | | | | |
| Tacámbaro | | | | * | * | | * | | * | * | | | | | | * | | * | | * |
| Tecocomulco | | | | * | * | | * | | * | | | | | | | * | | | | * |
| Tecocom_1 | * | * | | * | * | | * | | * | * | | | | | | * | | | | * |
| Tepeltititc | | * | | * | * | * | * | | * | | * | | | | | * | | * | | * |
| Teremendo | | * | | * | * | | * | | * | * | * | | | | | * | | * | | * |
| Tol_Luna | * | | | * | * | | * | | * | * | | | | | | * | | * | | * |
| Tol_Sol | * | | | * | * | | * | | * | * | * | | | | | * | | * | | * |
| Yuriria_2 | * | | | * | * | | * | | * | * | * | | | | | * | | * | * | |
| Yuriria_3 | * | | | * | * | | * | | * | * | * | | | | | * | * | * | | |
| Zempoala | * | | | * | * | | * | | * | * | | | * | | | * | | * | * | * |
| Zempoala_2 | * | | | * | * | | * | | * | * | | * | | | | * | * | | | * |
| Zempoala_3 | * | | | * | * | | * | | * | * | | | * | | * | * | * | * | | * |
| Zirahuen | * | | | * | * | | * | | * | * | | | | | | * | | | | * |

| | Bursera | Buxus | Byrsonima | Caesalpinia | Carpinus_Corylus_Ostrya | Carya | Caryocar | Cassia | Casuarina | Celtis | Centropogon | Combretaceae_Melastomataceae | Connarus | Convolvulacea | Cordia | Croton | Cucurbitaceae | Cupressus_Juniperus_Taxus | Dalea | Desmodium |
|---------------|---------|-------|-----------|-------------|-------------------------|-------|----------|--------|-----------|--------|-------------|------------------------------|----------|---------------|--------|--------|---------------|---------------------------|-------|-----------|
| Alberca | * | | * | * | | | | | | * | | * | | * | | | | * | | |
| Alchichica | | | | * | | | | | * | | | | | | | | | * | | |
| Aljojuca | | | | * | | | | | * | | | | | | | | | * | * | * |
| Atezca | * | | | | * | | | | * | * | | * | * | * | | * | | * | | |
| Atlangatepec | | | * | * | | | | | | * | * | * | | | | | | * | | |
| Atotonilco_2 | | | * | * | | | * | | * | * | | | | * | | | | * | | |
| Burro | | | | * | | | | | * | | | * | | * | | | | | | |
| Camaleón | | | | * | | | | | * | * | | | | * | | | | | | |
| Colorada | | | | * | | | | | * | * | * | | | * | | | | * | | |
| Edo_Mex1 | | | | * | | | | | | | | * | | * | | | | * | | |
| Edo_Mex2 | | | | * | | | | | | | | | | | | * | * | * | | |
| Juanacatlán | * | | | * | | | | | * | * | | | | * | | | | * | | |
| La Vega | * | | | * | | | | | | * | | * | | | | | | | | |
| Lago Verde | * | | * | * | | | * | | | * | * | * | | * | | * | | | | |
| Metztitlán | * | * | | * | | * | | | | * | | | | * | | | | * | | |
| Paranguero | | | * | * | | | | | * | * | * | * | | * | | | | * | | |
| Parres | | | | | | | | | | | | | | | | | | * | | |
| Paso Cortes | | | | | | | | | | | | | | * | | * | | * | | |
| Patzcuaro_2 | * | | | | | | | | * | * | | | | * | * | | * | * | | |
| Preciosa | | | | | | * | | * | | | | | | * | | * | | * | | |
| Quechulac | | | | * | | | | | | * | | | | | | | | * | | |
| San Martin | | | | * | | | | | | * | | | | | | | | | | |
| San Miguel | | | | * | | | | | * | * | | | | | | | * | * | | |
| San Pedro | * | | * | * | | | | | | * | | * | | | | | | | | |
| Sta Gertrudis | * | | | * | | | | * | | * | | | | * | | | | * | | |
| Sta. Ma Oro | * | | * | * | | | | | | | | | | | * | * | | * | | |
| Sayula | | | | * | | | | | | * | | | | | | | | * | | |
| Tacámbaro | * | | * | * | | | | | | * | | | | | | | | * | | |
| Tecocomulco | | | | * | | | | | | | | | | | | * | * | * | | |
| Tecom_1 | | | | * | | | * | * | | | | * | | | | | | * | | |
| Tepeltitit | * | | * | * | | | | | | * | | * | | * | | | | * | | |
| Teremendo | * | | | * | | | | | * | * | * | * | * | * | | | | * | | |
| Tol_Luna | | | * | | | | | | | * | | | * | * | | | | * | | |
| Tol_Sol | | | | | | | | | * | | | | | | | | | * | | |
| Yuriria_2 | | | * | * | | * | | | * | * | | * | * | * | | | | * | | |
| Yuriria_3 | | | | * | | * | * | * | * | * | * | | | | | | | * | | |
| Zempoala | | | | * | | | | | * | * | * | | | * | | | | * | | |
| Zempoala_2 | | | * | * | | | | | * | | | | | * | | | | * | | |
| Zempoala_3 | | | | * | | | | | | * | | * | | * | | * | | * | | |
| Zirahuen | | | * | | | | | | * | | | * | | | | | | * | | |

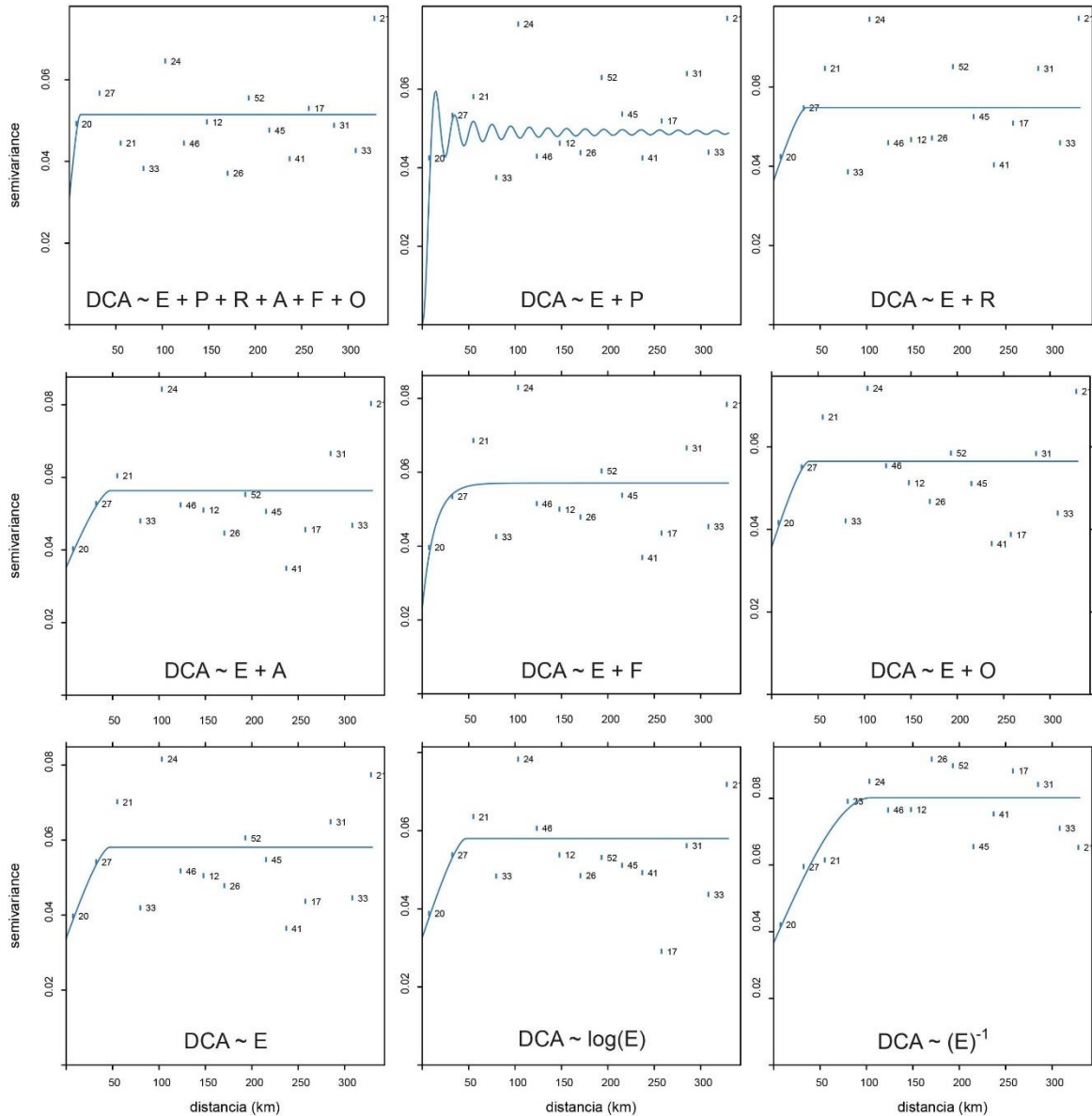
| | Dodonaea | Drymaria | Engelhardtia | Ericaceae | Euphorbiaceae | Fabaceae | Faramea | Ficus | Fraxinus | Genipa | Guettarda | Gustavia | Hyeronima | Ilex | Juglans | Justicia | Lamiaceae | Lindernia | Liquidambar | Loranthaceae |
|---------------|----------|----------|--------------|-----------|---------------|----------|---------|-------|----------|--------|-----------|----------|-----------|------|---------|----------|-----------|-----------|-------------|--------------|
| Alberca | | * | | | * | * | * | | * | | * | * | | | | | * | | | |
| Alchichica | * | | | | | * | | | | | | | | | | | * | | | * |
| Aljojuca | * | | | | | * | | | | | | | | | * | | | | | * |
| Atezca | | * | | | * | * | | | * | * | | | | * | * | | | | * | * |
| Atlangatepec | * | | | | | * | | | * | | | | | | | | * | | * | |
| Atotonilco_2 | * | | | | | * | | | * | | | | | | | | | | | |
| Burro | * | * | | | | * | | | * | | | | | | | | | | | |
| Camaleón | * | | | | * | * | * | | * | | * | | | | * | | | | | |
| Colorada | * | | | | | * | | | | | * | | | | | * | | | | |
| Edo_Mex1 | * | | | | | * | | | * | | * | | | | * | | | | | |
| Edo_Mex2 | * | | | | | * | | | * | | * | | * | | | | | | | |
| Juanacatlán | | | | | | * | | | * | | * | | | | | | | | | |
| La Vega | * | | | | * | * | | | | | | * | | | | | * | | | |
| Lago Verde | | | | * | * | * | | * | | | * | * | * | | | | | | | |
| Metztitlán | * | | | | | * | | | | | | * | | | * | | | | * | |
| Parangueo | * | | | | | * | | | * | | | * | | | * | | | | | |
| Parres | | | | | | | | | | | * | | | | | | | | | |
| Paso Cortes | | | | | | | | | | | * | | | | * | | | | | |
| Patzcuaro_2 | * | | | | | * | | | * | | | | | * | | | | | | * |
| Preciosa | | | | | * | * | | | * | | * | | | | | | * | * | | |
| Quechulac | | * | | | | * | | | * | | | | | | | | | | | |
| San Martin | | | | | | * | * | | | | | | | | | | * | | | |
| San Miguel | | | | | * | * | | | | | | | | | | | * | | * | |
| San Pedro | * | | | | * | * | * | | * | | | | | | | | * | * | | |
| Sta Gertrudis | * | | | | * | * | | | | | | | | | | | | | | |
| Sta. Ma Oro | | | | | | * | * | | | | | | * | | * | | | | | |
| Sayula | * | | | | | * | | | * | | * | | | | | | | | | |
| Tacámbaro | * | | | * | * | * | | | * | | * | | | | | | * | * | | |
| Tecocomulco | | * | | | | * | | | * | | * | | * | | | | * | | * | |
| Tecocom_1 | * | * | | | | * | | | * | | | | | | | | | | | |
| Tepeltitc | * | | | | * | | | | * | | | | | | | * | * | * | * | |
| Teremendo | | * | | | * | * | | | * | | | * | | | | | | | | |
| Tol_Luna | * | * | | | * | * | | | * | | | | | | | | | | * | |
| Tol_Sol | * | * | | | * | * | | | * | | | | | | | | | | * | |
| Yuriria_2 | * | | | | | * | | | * | * | | * | | | | | | * | | |
| Yuriria_3 | * | | | | | * | | | * | | * | | | | | | | | | |
| Zempoala | * | | | | * | * | | | * | | * | | * | | | | * | | * | |
| Zempoala_2 | * | * | | | | * | * | | * | | | | | | | | * | * | | |
| Zempoala_3 | | | | | | * | | | * | | * | | | | | | * | | | * |
| Zirahuén | * | * | | | | * | * | | * | | * | | | | | | * | | | |

| | Loxopterigium | Machaerium | Malpighiaceae | Malvaceae | Meliaceae | Mimosa | Moraceae_Urticaceae | Myrica | Myrsine | Myrtaceae | Passiflora | Paulinia | Pinus | Poaceae | Polygonaceae_Nictaginaceae | Protium | Psychotria | Quercus |
|---------------|---------------|------------|---------------|-----------|-----------|--------|---------------------|--------|---------|-----------|------------|----------|-------|---------|----------------------------|---------|------------|---------|
| Alberca | | * | | | | | * | | | * | | * | * | | | | * | * |
| Alchichica | * | | | | | | * | * | | | | | * | * | | | * | * |
| Aljojuca | | | * | | * | | * | * | | | | | * | * | | | | * |
| Atezca | | | * | * | | | * | * | | | * | | * | * | | * | | * |
| Atlangatepec | | | | | | | | | | | | | * | * | | | * | * |
| Atotonilco_2 | | | | * | | * | | * | | * | * | | * | * | | | | * |
| Burro | | * | * | | * | * | * | * | | | * | * | * | * | * | | * | * |
| Camaleón | | * | * | | | | | * | | | | | * | * | | | * | * |
| Colorada | | | * | | * | | * | * | | * | | | * | * | | | * | * |
| Edo_Mex1 | | * | * | | | * | * | * | * | * | | | * | * | * | | | * |
| Edo_Mex2 | | * | * | | | * | | * | | | | | * | * | | | | * |
| Juanacatlán | | | | * | * | * | * | | | | | | * | * | | | * | * |
| La Vega | | | * | | | * | * | * | | | | | * | * | * | | | * |
| Lago Verde | * | * | * | | * | | * | * | | | | * | * | * | | * | * | * |
| Metztitlán | | | * | * | | * | * | | | | | | * | * | * | | * | * |
| Parangueo | | | | | | | * | * | | | | | * | * | | | | * |
| Parres | | | | | | | | | | | | | * | * | | | | * |
| Paso Cortes | | | | | | | | * | | | | | * | | | | | * |
| Patzcuaro_2 | * | | | * | | * | * | * | | * | | | * | * | | | | * |
| Preciosa | | | | | * | | | | | * | | | * | * | | | * | * |
| Quechulac | | * | | | | * | * | | | * | | | * | * | | | * | * |
| San Martin | | * | * | * | | | * | | | | * | | * | * | | | * | * |
| San Miguel | | | | | | | | * | | * | | | * | * | | | * | * |
| San Pedro | | * | * | | | | * | * | | * | | | * | * | | | * | * |
| Sta Gertrudis | | * | * | | | | | | | | | | * | * | * | | * | * |
| Sta. Ma Oro | | | * | | * | * | * | | | | | | * | * | * | * | | * |
| Sayula | | * | | | * | * | * | * | | | | | * | * | | | * | * |
| Tacámbaro | | | | | * | | * | * | | * | | | * | * | | | * | * |
| Tecocomulco | | | * | | | * | * | * | | | | | * | * | | | | * |
| Tecom_1 | | | * | | * | | * | * | | | | | * | * | | | | * |
| Tepeltitc | | * | * | | * | * | * | * | | | | | * | * | * | | * | * |
| Teremendo | | * | * | | * | | | * | * | * | * | * | * | * | | * | * | * |
| Tol_Luna | | | | | * | | * | * | * | * | | | * | * | | | | * |
| Tol_Sol | | | | | | | * | * | | | | | * | * | | | | * |
| Yuriria_2 | | | * | * | | * | * | * | * | * | * | | * | * | * | | | * |
| Yuriria_3 | | * | * | | | | * | * | | * | * | * | * | * | * | | | * |
| Zempoala | | | * | | | * | * | * | * | * | | | * | * | | | | * |
| Zempoala_2 | | | | | | | * | * | | * | | | * | * | | | | * |
| Zempoala_3 | | | * | * | * | * | * | * | * | * | * | | * | * | * | | | * |
| Zirahuén | * | * | * | | | * | * | * | | | | | * | * | | | * | * |

| | Rubiaceae | Sabiaceae | Sapindaceae | Schinus | Serjania | Solanaceae | Spermacoe | Spondias | Sterculioideae | Theobroma | Tournefortia | Tovomita | Trema | Trichilia | Triplaris | Ulmus | Vitex | Zanthoxylum | Zea_maiz |
|---------------|-----------|-----------|-------------|---------|----------|------------|-----------|----------|----------------|-----------|--------------|----------|-------|-----------|-----------|-------|-------|-------------|----------|
| Alberca | * | * | * | | | | * | | | | | | | | | | | * | |
| Alchichica | | | | | * | * | | * | | | | | * | | | * | | | * |
| Aljojuca | | | | * | | | | | | | | | * | | | | | * | |
| Atezca | | * | | * | * | | | * | | | | | * | | | * | | | |
| Atlangatepec | | | | * | * | | | | | | | | | | | | | | * |
| Atotonilco_2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Burro | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Camaleón | | | | | | | * | | | | | | | * | | | | | |
| Colorada | | | | | | | * | | | | | | | | | | | * | * |
| Edo_Mex1 | * | | | | | | | | | | * | * | | | | | | | |
| Edo_Mex2 | | | | | | | | | | | | * | | | | | * | | |
| Juanacatlán | * | | | | | | | | * | | | | * | | | * | | * | |
| La Vega | * | | | | | | * | * | | | | | | | | | | * | |
| Lago Verde | | | | | | | | * | | | * | | * | | * | * | | | |
| Metztitlán | | | | | | | | | * | | | | * | * | | * | | | |
| Parangueo | * | | | | | | | | | | | | | | | | | | * |
| Parres | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Paso Cortes | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Pátzcuaro_2 | | | | * | | * | | * | | * | | | * | * | | * | | | |
| Preciosa | | | | | | | | * | | | | | * | | | | | | * |
| Quechulac | | | | * | * | | * | * | | | | | * | | | | | * | * |
| San Martin | | | | | | | | | | | * | | | | | | | | |
| San Miguel | | | | * | | * | | * | | | | | | | | | | | * |
| San Pedro | | * | | | * | | * | | | | | | * | | | | | * | |
| Sta Gertrudis | | | | * | | | | | * | | * | | | | | | | | |
| Sta. Ma Oro | | | | | | | | | | | * | * | | * | | * | | | |
| Sayula | | | | | | | | | | | * | | | | | | | | |
| Tacámbaro | | * | | | * | | | | | | | | * | | | | | * | |
| Tecocomulco | | | | | | | | | | | | * | | | | | * | | * |
| Tecocom_1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | * | * |
| Tepeltitc | | | | | | | * | * | | | | | * | | | | | | |
| Teremendo | | | | * | * | * | | * | | | | | | | | | | * | |
| Tol_Luna | | | | * | | | * | | | | | | | | | | | | |
| Tol_Sol | | | | * | | | | | | | | | | | | * | | * | |
| Yuriria_2 | | | | * | | | | * | * | | | | | | | * | | | * |
| Yuriria_3 | | | | | | | * | | | | | | * | | | | | | |
| Zempoala | | * | | * | | | | * | | | | | | | | * | | | |
| Zempoala_2 | | | | * | | * | | | | | | | | | | | | * | |
| Zempoala_3 | | | | | | * | * | | | | | | * | | | * | | * | |
| Zirahuen | | | | | | * | | | | | | | * | | | | | * | |

Apéndice J. Variogramas de los modelos ajustados

Dónde E es la elevación del terreno (m); P es la pendiente (grados); R es la rugosidad del terreno (m); A es la dirección de la inclinación (grados con respecto al Este); F es la dirección de flujo (8 puntos cardinales); y O es el frente oceánico (Golfo, Pacífico o Altiplano).



Apéndice K: Puntajes modelados y vegetación posible reconstruida para los últimos 23 ka

Puntajes modelados (DCA_M) y ambientes probables estimados a partir del modelo geoespacial para los últimos 23 ka en ventanas temporales de mil años

