



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Instituto de Geología
ECOLOGÍA

**HISTORIA DE LA VEGETACIÓN DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN DURANTE LOS
ÚLTIMOS DOS CICLOS INTERGLACIAL-GLACIAL DEL PLEISTOCENO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
ESMERALDA CRUZ SILVA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
COMITÉ TUTOR: DRA. MARÍA DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
TUTOR INVITADO: DR. MARK BRENNER
LUECI, UNIVERSITY OF FLORIDA

CD. MX. NOVIEMBRE, 2018.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 14 de mayo de 2018, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **CRUZ SILVA ESMERALDA** con número de cuenta **305132248** con la tesis titulada **"HISTORIA DE LA VEGETACIÓN DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN DURANTE LOS ÚLTIMOS DOS CICLOS INTERGLACIAL-GLACIAL DEL PLEISTOCENO"**, realizada bajo la dirección del **DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO**:

Presidente: DRA. LISETH CAROLINA PEREZ ALVARADO
Vocal: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
Secretario: DRA. MARÍA DEL SOCORRO LOZANO GARCÍA
Suplente: DR. MARK BRENNER
Suplente: DR. JAIME ESCOBAR

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 13 de agosto de 2018.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por brindarme la posibilidad de cursar un programa de maestría de muy alta calidad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme, con el número de CVU 660660, la beca que me permitió cursar todo el programa del posgrado y la beca mixta con la cual realicé una estancia de investigación en la Universidad de Minnesota, Duluth.

Al proyectos PAPIIT-UNAM IN107716 y CONACyT 256406, cuyos fondos me permitieron desarrollar mi investigación.

Al programa PAEP, del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por la ayuda monetaria para participar en el 6° Congreso Internacional de Limnogeología en Reno, Nevada.

Al Dr. Alexander Correa Metrio, tutor principal de este trabajo, por no escatimar al compartir conmigo sus extensos conocimientos académicos. Estos han sido la sustancia nutricia de mi formación académica. Mis más sinceros agradecimientos por confiar en mi propósito y fin.

A la Dra. Socorro Lozano, cuya asesoría académica fue piedra angular en la construcción de este trabajo. Gracias por compartir conmigo sus conocimientos desde mi primer día en el Instituto de Geología.

Al Dr. Mark Brenner, por todas las sugerencias para enriquecer y mejorar la investigación. Gracias por el extraordinario curso impartido en Yucatán, pues me permitió ampliar mi panorama sobre la Península, más allá de la información que proporciona la literatura.

Al Dr. Memo Ibarra, por tomarse el tiempo de revisar de forma minuciosa mi escrito. Sus comentarios me permitieron ir puliendo las partes del trabajo que permanecían agrestes. Gracias por el curso maravilloso de árboles tropicales, impartido en Los Tuxtlas, Veracruz.

A mis compañeros, estudiantes del Dr. Alexander, por las nutridas discusiones científicas durante los seminarios, sin lugar dudas estas han permitido la generación y el enriquecimiento de las ideas.

Agradecimientos a título personal

A la UNAM, mi alma máter, por permitirme entrar a sus aulas para aprender de los mejores. A los mexicanos, porque su trabajo del día a día sustenta la educación pública. Espero poder retribuir aunque sea una parte de todo el esfuerzo que se ha invertido.

A Benja, el compañero de vida ideal, el regalo de Dios para mi, el esposo más divertido en los días alegres, pero también el pilar fuerte en los días difíciles. Gracias por tu amor, tu cuidado y tu ternura. Gracias por confiar en mi propósito.

A mis hermanos, Deya, Juve, Paty y Cecilia por ser ejemplo de valentía, lucha y trabajo, pero sobre todo de amor, amistad y nobleza. Gracias por las risas que compartimos cuando estamos juntos, son el rayo de sol que se asoma y calienta aún en los días nublados. Dios no se equivoca, me dio a los mejores compañeros de viaje.

A mis sobrinos, mis hijitos, Sebas, Perla, Kike, Pancho, Azucena, Lulú y Julieta. Su ternura y sus sonrisas son la alegría de mi vida. Soy para ustedes.

A mis amigas, Sara y Marisol, por su cariño constante.

Dedicatoria

*A mi padre
por enseñarme el amor a la naturaleza*

*A Benjamín
por enseñarme la naturaleza del amor*

A mi madre, Lu

*Un manantial inagotable de amor y alegría
cuyas aguas sacian y reconfortan*

*Un pan de esperanza y ternura
una probadita de cielo
cuyo alimento nutre y alegra el corazón*

Contenido

Resumen	2
1. Introducción	4
2. Objetivos y preguntas de investigación	7
3. La Península de Yucatán: Características actuales e históricas	9
3.1. La Península de Yucatán en la actualidad	9
3.1.1. Características físicas	10
3.1.2. Características biológicas	12
3.2. Características históricas de la Península de Yucatán	17
3.2.1. Paleoambientes en la Península de Yucatán	17
3.2.2. El último periodo glacial en la Península de Yucatán: de 85 a 11 ka	19
3.2.3. El Holoceno y los Mayas Antiguos	20
4. Registros paleoecológicos y paleoclimáticos de escala glacial-interglacial: Enfoque en la región tropical	22
4.1. Delimitación temporal de los periodos glaciales e interglaciales	22
4.2. Delimitación temporal de los tres últimos ciclos climáticos del Pleistoceno	25
5. Historia de la vegetación de la Península de Yucatán a través de tres ciclos glacial-interglacial	25
5.2. Métodos	28
5.2.1. La secuencia PI-1	28
Características generales y modelo cronológico	28
Características sedimentológicas	30
Análisis Polínico	33
5.2.2. Los registros PI-1 y PI-6 como una secuencia continua	34
Ordenación numérica	35
Distancia mínima a lo moderno	36
5.3. Resultados	39
5.3.1. El registro de polen entre 250 y 85 ka	39
Modelo cronológico	39
Análisis Polínico	40
5.3.2. El registro de polen desde 85 ka hasta el presente	46
Análisis numérico	48
Identificación de analogías entre comunidades fósiles y modernas	51
5.4. Discusión	55
5.4.1. Los modelos cronológicos de las secuencias PI-1 y PI-6	55
5.4.2. Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA)	56
5.4.3. La vegetación de la península de Yucatán durante los últimos 250 ka	60
El Penúltimo Interglacial (Estadio Isotópico Marino 7)	61
El Penúltimo Periodo Glacial (Estadio Isotópico Marino 6)	62

El último periodo interglacial (Estadio Isotópico Marino 5e)	65
El último periodo glacial (Estadíos Isotópicos Marinos 5, 4, 3 y 2)	65
El último glacial máximo y el actual interglacial	68
5.4.4. Los dos últimos glaciales y los tres interglaciales en la Península de Yucatán en el contexto de los cambios climáticos regionales y globales	68
Los periodos glaciales	70
Los interglaciales	72
6. Conclusiones	77
7. Anexos	80
1. Abundancia relativa de todos los taxa identificados en PI-1	80
2. Ordenación de los taxa en los ejes 1, 2 y 3 del DCA	84
3. Cambios de los puntajes de los ejes 1, 2 y 3 del DCA a través del tiempo	85
8. Literatura citada	86

Resumen

El registro de polen proveniente del núcleo sedimentario PI-1, obtenido del lago Petén-Itzá, en las tierras bajas de Guatemala, permite reconstruir las dinámicas de la vegetación de la Península de Yucatán entre 250 y 85 ka. Los datos que proporciona el registro PI-1 complementan los datos de vegetación de 85 a ~11 ka que provienen del núcleo PI-6 del lago Petén-Itzá. Así, ambas secuencias, permiten comparar entre sí los últimos dos interglaciales con el actual interglacial así como el penúltimo periodo glacial con el último periodo glacial. Las semejanzas y diferencias entre estos periodos se revisan en comparación con los registros de $\delta^{18}O$ de los registros de hielo y con diferentes registros de polen de tierras de centroamérica. La correspondencia entre los cambios de vegetación identificados a través del DCA en el registro de polen del PI-1 central y los registros de Antártica y el Océano Pacífico demuestra una alta sensibilidad de la región a los cambios climáticos globales. En escalas temporales de decenas de miles de años, la influencia de los parámetros orbitales en la vegetación de Petén-Itzá era clara. En escalas de tiempo más cortas, otros parámetros como la variabilidad ambiental local o las interacciones endogénicas de las comunidades parecen haber dominado la dinámica de la vegetación. De acuerdo con nuestra interpretación, los interglaciales MIS 7 y 5 fueron de naturaleza muy distinta. Mientras que el primero se caracterizó por condiciones cálidas y húmedas, este último parece haber sido menos cálido y más seco. Así también los dos periodos glaciales fueron diferente, el MIS 6 fue un periodo menos frío y seco en comparación con el último periodo glacial. Nuestros datos demuestran que, a pesar de ser altamente resilientes, los bosques tropicales de América Central y México son muy sensibles a los cambios climáticos globales.

Abstract

Core PI-1 from Lake Petén-Itzá, Guatemalan lowlands, provides a pollen record that offer the opportunity to reconstruct the vegetation dynamics of the Yucatan Peninsula between 250 and 85 ky. The PI-1 pollen data complements the pollen data from PI-6 that reconstruct the vegetation dynamics between 85 to ~ 11 ky. Both sequences allow compare the last two interglacials with the current interglacial, as well as the penultimate glacial with the last glacial. The similarities and differences between these periods are revised in comparison with the records $\delta^{18}O$ ice records and with different pollen records of the lands of Central America. $\delta^{18}O$ Correspondence between the vegetation changes identified through DCA on the pollen record of core PI-1 and records from Antarctic and the Pacific Ocean demonstrates a high sensitivity of the

region to global climate changes. At time scales of tens of thousands of years the influence of orbital parameters on the Petén-Itzá vegetation was clear. At shorter timescales other parameters such as local environmental variability or intrinsic interactions of the communities, seem to have dominated the vegetation . According to our interpretation, interglacials MIS 7 and 5 were of very distinctive nature. While the former was characterized by warm and humid conditions, the latter seems to have been less warm and drier. Also the two glacial periods were different, MIS 6 was a less cold and dry period compared to the last glacial period. Our data demonstrates that, despite of being highly resilient, tropical forests of Central America and Mexico are highly sensitive to global climate changes

1. Introducción

El Pleistoceno es la época de mayor inestabilidad climática de los últimos 60 millones de años (Zachos et al., 2001). Su historia se caracteriza por oscilaciones cuasi-periódicas entre períodos glaciales e interglaciales, cuyos efectos sobre la vegetación tropical, están lejos de ser comprendidos en su totalidad. A diferencia de las latitudes altas¹, la evidencia hasta ahora disponible para las regiones tropicales apunta hacia un escenario de dinámicas complejas entre la biota y el clima (Bush et al., 1990; Bush and Colinvaux, 1990; Cárdenas et al., 2011; Colinvaux et al., 1996).

Las investigaciones pioneras basadas en la poca evidencia disponible hasta hace dos décadas, proponían el modelo que subyace a la teoría de refugios para explicar las dinámicas de la vegetación tropical en escala glacial-interglacial. Esta hipótesis planteaba que durante los periodos glaciales, una sequía generalizada propició el reemplazo de los bosques tropicales de las tierras bajas por pastizales. En este escenario, las especies de afinidad tropical se habrían refugiado en pequeñas áreas donde prevalecieron condiciones húmedas hasta el siguiente interglacial (Haffer, 1969; Toledo, 1982; van der Hammen, 2000).

Las investigaciones subsecuentes han mostrado que este modelo resulta simplista (Colinvaux et al., 2000). Recientemente, se han documentado respuestas abruptas² de la vegetación de las tierras bajas de Centroamérica, ante las variaciones

¹ La evidencia paleoecológica en Europa conduce hacia dos hipótesis sobre las dinámicas de la vegetación a escala glacial-interglacial. La primera indica que en los periodos glaciales, las especies templadas migraron en refugios aislados, en el sur donde las condiciones climáticas eran menos extremas (Tzedakis et al. 2002; Hewitt 2000; Bennett et al. 1991). La segunda sugiere refugios crípticos en el norte, en donde la topografía protegida habría proporcionado microclimas estables (Stewart and Lister 2001).

² Una respuesta abrupta implica que, en un periodo de tiempo que se considera corto dentro del contexto temporal del registro paleoambiental, la composición de la comunidad vegetal experimenta el reemplazo de más de la mitad de todos sus taxa (Williams et al., 2011). Las respuestas rápidas observadas durante el último período glacial no apoyan la teoría de refugios, pues los tiempos de migración de las comunidades hacia y desde las zonas de protección o refugios, no habrían permitido los recambios rápidos observados en los registros paleoecológicos.

ambientales del último periodo glacial (Correa-Metrio et al., 2012a). Estas respuestas pudieron estar asociadas a la existencia de microrefugios o a la persistencia de las especies en las que sus individuos se mantuvieron en condiciones ambientales subóptimas derivadas del clima glacial (Correa-Metrio et al., 2014b). Por otro lado, se ha confirmado la persistencia del bosque tropical y las condiciones de humedad asociadas a este tipo de vegetación, durante todo el Último Máximo Glacial en las tierras bajas del trópico (Colinvaux et al., 1996; Correa-Metrio et al., 2012a, 2012b; Mueller et al., 2010a). Otra evidencia al respecto es la continuidad genética de las poblaciones de *Poulsenia armata* (Moraceae) durante el periodo glacial completo (Aide and Rivera, 1998), ya que se trata de una especie arbórea asociada en el presente de manera exclusiva a bosques tropicales húmedos. En conjunto, estas evidencias revelan que la variabilidad climática del último período glacial no tuvo el efecto previsto sobre la biota tropical (Colinvaux et al., 2000), y a la vez sugiere que estos patrones de alta dinamicidad no necesariamente se restringieron al último ciclo. Sin embargo, dada la escasez de registros paleoecológicos tropicales de escala temporal larga, aún se conoce muy poco de lo ocurrido durante el ciclo climático precedente.

En las regiones tropicales se ha documentado una amplia gama de interacciones entre elementos bióticos y abióticos, en diferentes escalas de espacio y tiempo, lo que sugiere que el funcionamiento sistémico que caracteriza las comunidades del presente no necesariamente funcionaba de la misma manera en el pasado³ (Jackson and

³Esta mención hace referencia a dos dinámicas observadas en los registros paleoecológicos. La primera se refiere a la teoría ecológica que considera que las especies tienen un nicho ecológico más amplio del que se observa en un tiempo determinado. Así, se distingue entre el nicho fundamental y el nicho realizado. El primero involucra a todas las combinaciones potenciales de variables ambientales y recursos que permiten la viabilidad de una especie, aunque no todas estas combinaciones ocurran en un mismo tiempo y espacio. El nicho realizado se refiere sólo a la combinación de factores que se observan como necesarias en un tiempo específico para la viabilidad de la especie (Jackson and Williams 2004; Williams and Jackson 2007; Overpeck et al. 1985). La segunda tiene que ver con que en diversos registros del Cuaternario se han observado cambios abruptos en la composición de las comunidades vegetales que no necesariamente están asociados de forma lineal a un forzamiento externo o grandes cambios en las variables físicas ambientales. Estas respuestas no-lineales pueden ser el resultado de dinámicas complejas ante forzamientos de naturaleza exógena o endógena (Williams et al. 2011; Williams and Jackson 2007).

Williams, 2004; Williams et al., 2011; Williams and Jackson, 2007). Así, sería incorrecto extrapolar las condiciones del último ciclo a los anteriores, dejando la exploración de los efectos de la variabilidad pleistocénica sobre la biota a la evidencia empírica paleoecológica.

Hasta el momento, sólo existen cuatro registros paleoecológicos de escala glacial-interglacial en regiones tropicales, todos provenientes de tierras altas (entre los ~1180 y los ~3800 m s. n. m.) Los más antiguos son el registro sedimentario del Lago Titicaca, en los Andes Centrales, en la frontera entre Bolivia y Perú, que abarca los últimos 370 ka (Bogotá-A et al., 2011; Bush et al., 1990; Cárdenas et al., 2011; Hanselman et al., 2011; Lozano-García et al., 1993) y el afloramiento sedimentario Erazo, en Ecuador, que contiene la historia ambiental de la región entre 320 y 193 ka (Bogotá-A et al., 2011; Bush et al., 1990; Cárdenas et al., 2011; Hanselman et al., 2011; Lozano-García et al., 1993). Los más jóvenes son los registros paleolacustres del Valle, en Panamá, de 150 ka (Bogotá-A et al., 2011; Bush et al., 1990; Cárdenas et al., 2011; Hanselman et al., 2011; Lozano-García et al., 1993) y el registro del Lago Fúquene, en los Andes Colombianos, que contiene la historia de los últimos 284 ka (Bogotá-A et al., 2011; Bush et al., 1990; Cárdenas et al., 2011; Hanselman et al., 2011; Lozano-García et al., 1993).

A pesar de que la cronología de estos registros no está completamente desarrollada, sí documentan los patrones de la vegetación más allá del último ciclo glacial-interglacial y hacen evidente la sensibilidad persistente de la vegetación del trópico a los cambios climáticos globales. El registro del Lago Titicaca, es particularmente interesante al diseccionar la diferente naturaleza de cada uno de los tres últimos interglaciales derivados del incremento en de la insolación a nivel global (Gosling et al., 2008; Hanselman et al., 2011, 2005). Sin embargo, aún es necesaria la información en una escala temporal más larga sobre la relación clima-biota en las tierras bajas.

2. Objetivos y preguntas de investigación

Esta investigación plantea reconstruir los cambios en la composición de la vegetación de la Península de Yucatán, durante los últimos 250 ka, a partir del análisis polínico del núcleo sedimentario PI-1 del Lago Petén-Itzá, en Guatemala, infiriendo los posibles factores de forzamiento. De este objetivo central se derivan tres preguntas específicas de investigación: 1) ¿Cuál fue la dinámica de la composición de la vegetación de la Península de Yucatán durante los últimos 250 mil años?, 2) ¿Qué tan diferente es la composición de la vegetación de los tres interglaciales y los dos glaciales contenidos dentro de esta temporalidad? y 3) ¿Qué factores ambientales, físicos y biológicos fueron los principales agentes que definieron los cambios y tendencias en la dinámica de la vegetación?

Las tres hipótesis que sirven como línea base para la investigación se presentan a continuación, en el mismo orden de las preguntas enunciadas previamente:

1) Al ser la Península de Yucatán un territorio estrecho entre los océanos Atlántico y Pacífico, en latitudes tropicales y con altitudes entre los 0 y los 80 m s.n.m., la región está influenciada fuertemente por el sistema climático global (Cronin and Dowsett, 1996). Bajo esta premisa, es de esperarse que la vegetación regional haya presentado grandes cambios en su composición, asociados con las dinámicas climáticas globales. Como apoyo a esta hipótesis, el análisis previo del registro PI-6, que abarca los últimos 85 ka, revela que la composición de la vegetación se modificó con patrones fuertemente asociados a los cambios climáticos a escala milenaria en el Océano Atlántico Norte (Correa-Metrio et al., 2012a).

2) En la teoría ecológica, existen dos paradigmas que permiten aproximarse a los forzamientos asociados a las dinámicas en la composición de la vegetación observados en los registros paleoecológicos. En un primer paradigma, los cambios de composición observados en un registro son simplemente una respuesta directa al cambio climático.

Así, la respuesta de la vegetación debe ser sincrónica (o con un ligero retraso) al cambio climático, además debe ser detectable y quasi sincrónica en diferentes sitios. Se espera entonces que los tres interglaciales (los dos glaciales) presenten alta similitud en términos de los espectros de polen que los caracterizan. En un segundo paradigma, la tendencia climática progresiva a escala orbital (asociada a la alternancia interglacial-glacial) está superpuesta por una variabilidad de mayor frecuencia (y en la mayoría de los casos de menor amplitud). Las comunidades vegetales a escala local son diferencialmente sensibles al forzamiento climático, exhiben diferentes combinaciones de respuestas lineales y no lineales y los factores específicos del sitio determinan la respuesta ecológica local. Así, se obtendrán interglaciales y glaciales altamente diferenciados en términos de los espectros de polen.

3) Las dinámicas de la composición de la vegetación cuaternaria fue impulsada por ciclos climáticos glaciales e interglaciales controlados orbitalmente, así como por modos suborbitales acíclicos de variabilidad climática (Jackson and Blois, 2015)). Estos cambios ambientales variaron regionalmente e incluyeron cambios en variables múltiples (e.g., temperatura estacional, magnitud y tiempo de precipitación, insolación, entre otros) y cambios tanto en el estado promedio como en la variabilidad. Así, se espera que los cambios en la composición de la vegetación sean quasi sincrónicos con cambios climáticos reportados a nivel global para el periodo de tiempo bajo estudio.

3. La Península de Yucatán: Características actuales e históricas

3.1. La Península de Yucatán en la actualidad

En el Neotrópico, un conjunto de características geológicas, climáticas, de paisaje y biota, delimitan la región biogeográfica de la Península de Yucatán. Esta región incluye los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán, en México, así como el departamento de Petén, en Guatemala y los distritos de Corozal y Orange Walk, en Belice (Fig. 1) (Ferrusquía-Villafranca 1993; Goldman y Moore 1945; Ibarra-Manriquez et al. 2002; Miranda 1958).

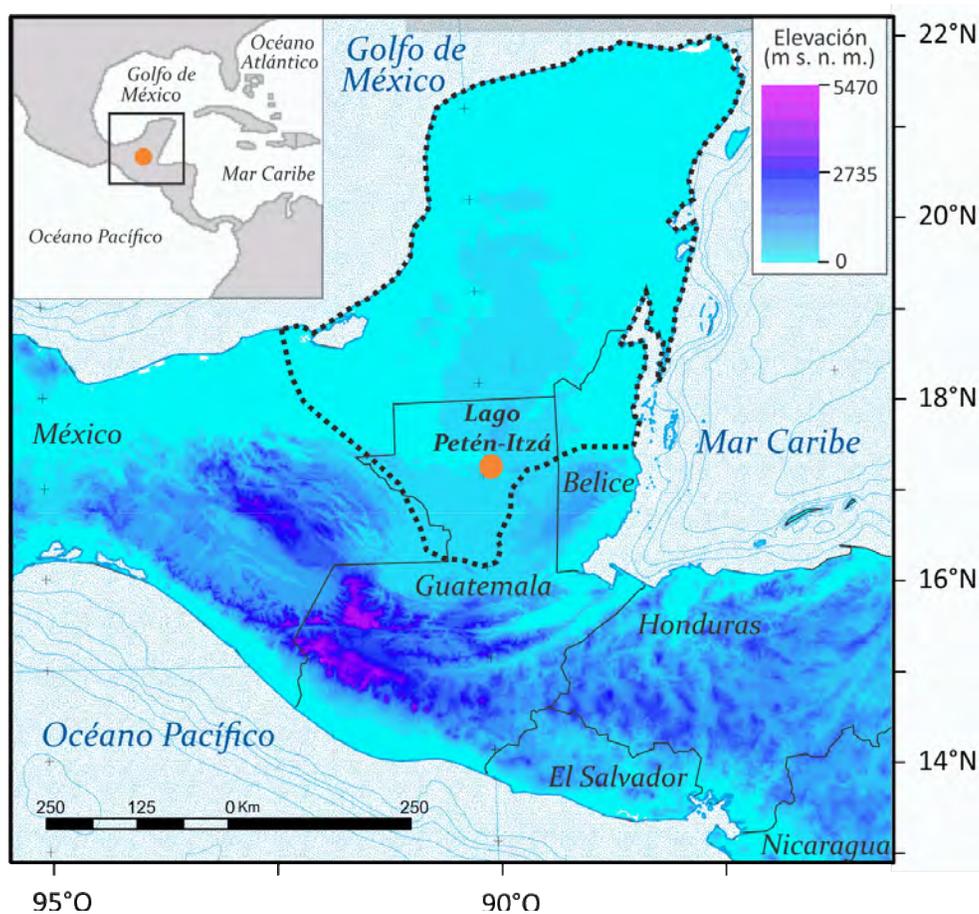


Figura 1. La Península de Yucatán en el contexto fisiográfico de la región tropical

centroamericana. La línea punteada muestra los límites de la provincia biogeográfica Península de Yucatán de acuerdo a los trabajos de Ferrusquía-Villafranca (1993), Goldman y Moore (1945) y Miranda (1958). El círculo anaranjado muestra la ubicación del Lago Petén-Itzá. Los datos de elevación fueron obtenidos de la NASA (2009).

Esta región se geoposiciona entre 16° 55' – 21° 40' N y 86° 40' – 90° 40' O. Mar adentro, su plataforma continental se extiende hacia el Norte y el Oeste, hasta el meridiano 29° 30' O y entre los paralelos 22° y 24° N (Ward et al., 1985). Más del 95% de su territorio se encuentra por debajo de los 200 m s.n.m. (Fig. 1), lo que la convierte en una gran planicie costera (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Ward et al., 1985).

3.1.1. Características físicas

Geología

La Península fue una placa sumergida que emergió progresivamente, iniciando este proceso en el Cenozoico, desarrollándose a lo largo del Paleógeno y Neógeno y alcanzando su forma actual en el Cuaternario. Actualmente, la Península es una enorme planicie costera conformada por estratos calcáreos correspondientes a los diferentes períodos de depositación (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Lugo-Hubp et al., 1992; Ward et al., 1985)

Fisiografía e Hidrología

La casi completa ausencia de relieve es una característica distintiva de la Península de Yucatán (Fig. 1). Las pocas geoformas con relieve no superan los 400 m s.n.m. y las principales excepciones al respecto son la Sierrita de Ticul (274 m s.n.m.) y la meseta de Zoh-Laguna (400 m s.n.m.). La primera elevación se encuentra entre Campeche y Yucatán, mientras que la segunda se ubica al sur y es compartida por Quintana Roo y Campeche. Algunas otras geoformas que caracterizan el paisaje de la Península incluyen cerros, montículos, altillos, planadas, hondonadas y cenotes (Duch,

1991; Miranda, 1958a).

Respecto a las características hidrológicas, el norte de la Península, como consecuencia de la homogeneidad del relieve y de la alta permeabilidad de la roca caliza, carece casi por completo de drenaje superficial. Esto es compensado con la extensa red de corrientes subterráneas que ha dado origen a su particular sistema cárstico (Ferrusquía-Villafranca, 1993), en las que predominan geoformas como cenotes, polijés y sistemas de cuevas, que pueden quedar al descubierto por el derrumbamiento de las bóvedas kársticas (Navarro, 2007). En el sur de la Península, particularmente hacia Campeche y Guatemala, la precipitación aumenta en relación a la zona norte (~ 2000 mm al año). Por ello, esta parte de la región cuenta un gran número de ríos principales y sus tributarios, así como algunas corrientes de agua temporales.

Clima

En la Península de Yucatán predomina el clima tropical con lluvias en verano Aw, según Köppen modificado por García (1964), en el que se presenta poca variabilidad de la temperatura, que deriva del relieve uniforme y su ubicación latitudinal, que permite que la radiación solar sea relativamente constante a lo largo del año. Regularmente, mayo es el mes más caliente (~30°C), mientras que diciembre y enero son los más frescos (entre los 21°C y 25°C). La oscilación térmica anual se ubica entre 5°C y 7°C (Duch, 1991).

El régimen de precipitación en la Península de Yucatán presenta una distribución menos homogénea. Se identifica una estación húmeda que va de mayo a octubre, y otra seca que va de noviembre a abril. Dentro de la temporada de húmeda, los meses de julio y agosto son usualmente un poco más secos, trayendo consigo la llamada canícula o pequeña sequía (Duch, 1991; Magaña et al., 1999).

El patrón de precipitación estacional de la Península está relacionado con el movimiento de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y el sistema tropical de alta presión Azores-Bermudas (A-B). La temporada de lluvias coincide con el verano en

el Hemisferio Norte, cuando la ZCIT y la A-B se mueven hacia el norte. Canales de baja presión conocidos como ondas tropicales son transportados por los vientos alisios a través del Atlántico hacia el Caribe, trayendo lluvias torrenciales, relámpagos y fuertes vientos hacia la costa este de la Península de Yucatán. Durante el invierno, hay mucho menos precipitación, la ZCIT que se desplaza hacia el sur del ecuador y la A-B migra al sur, dominando en el mar Intra-Americano (Giddings and Soto, 2003).

En términos de su distribución espacial, la precipitación en la Península se caracteriza por presentar un gradiente que va en aumento de norte a sur. Varía desde 400 mm en el extremo noroccidental hasta más de 1500 mm hacia la porción sur (Duch, 1991). Otro gradiente de precipitación que va en aumento se presenta en dirección noreste a sureste, la cual puede atribuirse a la ubicación de la Península. La corriente formada por masas de aire del Caribe y el Atlántico es húmeda y caliente, y es causante de la mayor parte de las condiciones climáticas de la Península. Sin embargo, la corriente del noroeste (procedente de Estados Unidos de América y Canadá) es fría y seca, y causa condiciones áridas en el norte de la Península (Contreras-Arias, 1958).

3.1.2 Características biológicas

La flora de la Península no es la más diversa de México. Sin embargo, la presencia de 2477 especies vegetales en el contexto del clima extremo de la región (una larga estación seca), se considera con una diversidad importante (Fernández-Carnevali et al., 2012). Alrededor del 10 % de las especies arbóreas del área son endémicas (Ibarra-Manriquez et al., 2002). La vegetación regional tiene una importante afinidad con elementos de Las Antillas, más que con Centroamérica o el resto de México, incluidas asociaciones vegetales únicas, como las selvas bajas inundables y los petenes (Fernández-Carnevali et al., 2012), pero estas tendencias difieren para el componente arbóreo, que muestra una afinidad mayormente mesoamericana (Ibarra-Manriquez et al., 2002).

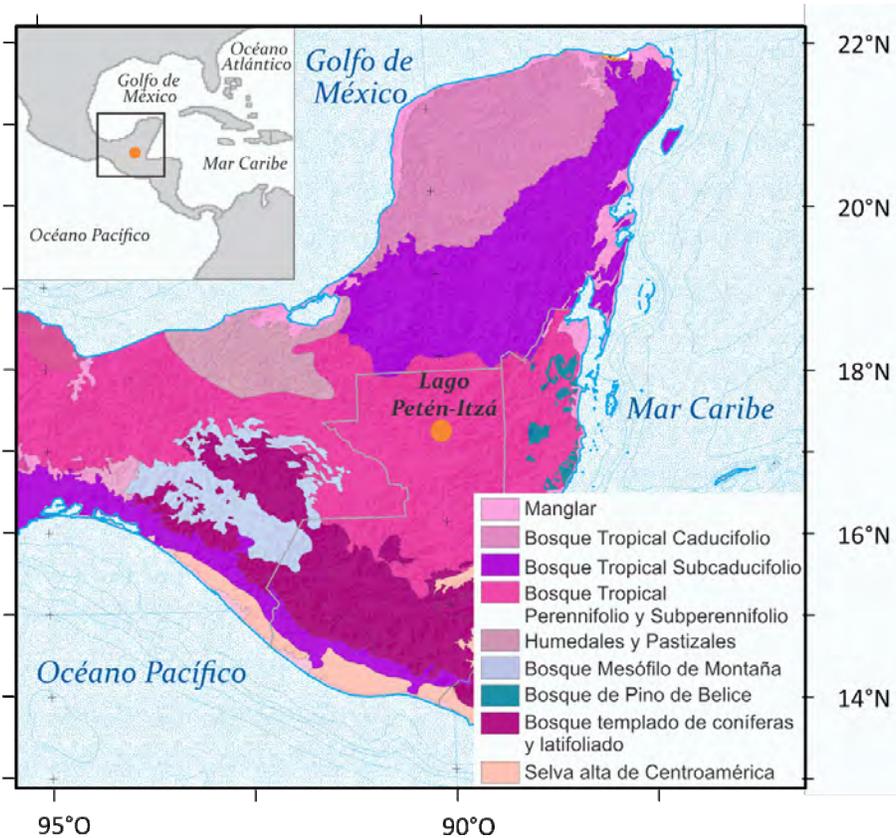


Figura 2. Tipos de vegetación en la Península de Yucatán de acuerdo a datos del INEGI (INEGI, 2005) y World Wildlife Fund (Olson et al., 2001).

Respecto a los elementos que determinan la distribución actual de las comunidades vegetales de la Península, el clima es elemento de mayor influencia, seguido de la geomorfología regional, la historia geológica y el manejo humano. Conforme la precipitación disminuye de sur a norte, la vegetación cambia de asociaciones perennifolias a caducifolias (Miranda, 1958b). A grandes rasgos se puede mencionar como tipos de vegetación predominantes al Bosque Tropical Perennifolio (BTP), hacia el SE-NE el Bosque Tropical Subcaducifolio (BTSC) y en la parte N-NO, el Bosque Tropical Caducifolio (BTC). También se presentan asociaciones vegetales de origen edáfico como manglares y pastizales (Fig. 2). Dado que los tres tipos predominantes son el BTP, el BTSC y el BTC (Ibarra-Manríquez et al., 2002), a continuación se mencionan las características predominantes de cada uno de acuerdo a

las descripciones de (Rzedowski, 2006) y (Miranda, 1958b), considerando la nomenclatura que propone el primer autor y los equivalentes en el sistema de clasificación que propone el segundo (Challenger y Soberón, 2008).

Bosque Tropical Perennifolio (BTP).

El BTP es la más diversa de todas las comunidades vegetales. Se desarrolla entre los 0 y 100 m s.n.n., con un clima Aw. La temperatura media anual en este tipo de vegetación rara vez es inferior a 20 °C y casi nunca supera 26 ° C. La diferencia de temperatura promedio entre el mes más frío y el mes más caliente no es mayor a 6° C.

Aunque la alta diversidad del BTP propicia una estructura compleja, es posible observar tres estratos arbóreos en donde predominan especies perennifolias y dos o tres estratos arbustivos y herbáceos. A este respecto Rzedowski (2006) precisa:

En el Bosque Tropical Perennifolio por lo común no todos los componentes son estrictamente perennifolios, pues algunos pierden sus hojas durante una temporada corta en la época seca del año, que a menudo coincide con la floración del árbol. A pesar de ello y debido sobre todo a la falta de coincidencia en periodo de caída de las hojas entre las diferentes especies que la realizan, el bosque nunca pierde totalmente su verdor (p.175).

En el BTP, las coníferas son poco comunes, en cambio, predominan las plantas dicotiledóneas representadas por una amplia variedad familias, siendo en ocasiones difícil identificar la especie dominante. Una de las familias más grandes de las fanerógamas, la familia Compositae, con frecuencia está ausente o mínimamente representada (Rzedowski 2006).

En términos del área que ocupa, el BTP es el tipo de vegetación más extenso en la Península (Fig. 2). Se encuentra distribuido en la mayor parte de los estados de Campeche y Yucatán, y se extiende hacia el sur hasta Guatemala. El BTP tiene características particulares, ya que en otras partes en el que se le encuentra, el número de meses secos es menor a tres por año, mientras que en la Península se presentan cinco. Adicionalmente, el BTP está distribuido usualmente en regiones con

precipitación anual mayor a 1500 mm, y en el noreste de la Península este tipo de vegetación coincide con isoyetas de entre 1100 y 1200 mm. Esto podría deberse a que durante la mitad seca del año se recibe una proporción relativamente alta de precipitación (16 a 27 %). Asimismo, la alta humedad atmosférica podría constituir otro factor compensatorio, en combinación con la regularidad y la escasa variabilidad de la precipitación de año en año (Rzedowski 2006; Miranda 1958).

El BTP más característico de la Península de Yucatán, es el dominado por *Manilkara zapota*. Esta comunidad denominada “zapotal” cubre buena parte de Campeche, Quintana Roo y Guatemala, la cual se desarrolla en suelos profundos y relativamente bien drenados (Miranda, 1958b). Existen numerosas variantes florísticas y ecológicas del zapotal; entre las especies codominantes más importantes están *Talisia olivaeformis*, *Swietenia macrophylla*, *Bucida buceras* y *Metopium brownei*. Además de los mencionados, con frecuencia se encuentran las siguientes especies de árboles: *Alseis yucatanensis*, *Lysiloma bahamensis*, *Bursera simaruba*, *Drypetes lateriflora*, *Thouinia paucidentata*, *Sideroxylon meyeri*, *Pouteria campechiana*, *Sideroxylon salicifolium*, *Licaria campechiana*, *Vitex gaumeri*, *Acacia dolichostachya*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*. También es común encontrar en la Península los “ramonales,” en los cuales destacan, además de *Brosimum alicastrum*, *Protium copal*, *Talisia olivaeformis*, *Manilkara zapota*, *Chlorophora tinctoria*, *Exothea diphylla*, *Dendropanax arboreus*, *Sideroxylon meyeri* y *Trichilia minutiflora* (Rzedowski 2006).

Bosque tropical subcaducifolio (BTSC).

Sólo después del BTP, el BTSC es el tipo de vegetación más abundante en la Península, en términos del área que ocupan. Se distribuye a manera de transición entre las áreas del BTP y el BTC (Fig. 2). El BTSC puede catalogarse como termófilo, la temperatura media anual de las regiones en las que se encuentra siempre es mayor de 20 °C, y la diferencia entre las medias mensuales de los meses más calientes y fríos del año no sobrepasa los 5 °C. La precipitación promedio anual está entre 1000 y 1600 mm. Sin embargo, el elemento que parece ser determinante para que este tipo de vegetación

predomine, es la distribución de la precipitación a lo largo del año (y no el promedio anual), pues se presenta una temporada larga de sequía de 5 a 7 meses. En parte, esta sequía es atenuada por la humedad atmosférica, que por lo general se mantiene elevada (Rzedowski 2006; Miranda 1958).

La fisionomía y estructura del BTSC es parecida a la del BTP, pero su fenología foliar es semejante a la del BTC. Al menos la mitad de las especies que conforman el BTSC son caducifolias, la otra mitad está conformada por especies cuya defoliación no dura toda la estación seca y por especies perennifolias. Al respecto Rzedowski (2006, p. 194), indica: “Así, el BTSC presenta cierto verdor con diferentes tonalidades de verde y a menudo también de otros colores, aún en las partes más secas de año” Durante la época seca, las especies del sotobosque florecen, justo cuando la cantidad de luminosidad incrementa en este estrato. En el BTSC, sólo un pequeño grupo de cinco especies o menos (en la mayoría de los casos) domina la composición de la comunidad (Rzedowski 2006).

Dentro de las especies que conforman el BTSC existen muchas que son endémicas a la Península de Yucatán y que también se presentan en el BTC. El árbol más común del BTSC es *Vitex gaumeri*, que ocurre en co-dominancia con diferentes especies. En el noreste de Yucatán y en zonas adyacentes de Quintana Roo se desarrolla la asociación de *Vitex* y *Brosimum alicastrum*, en la cual también son frecuentes *Bursera simaruba*, *Caesalpinia gaumeri*, *Lonchocarpus longistylus* y *Lysiloma bahamensis* (Rzedowski 2006).

Bosque tropical caducifolio (BTC).

Este tipo de bosque ocupa la mayor parte del estado de Yucatán y una fracción de Campeche. La temperatura es un elemento importante en las regiones donde se desarrolla el BTC, pues generalmente oscila entre los 20 y los 29 °C. Sin embargo, el factor de mayor importancia es la distribución de la precipitación a lo largo del año, la cual se caracteriza por dos estaciones bien marcadas, una húmeda y otra seca. La estación seca dura entre 5 y 8 meses consecutivos, con el déficit hídrico más severo

entre diciembre y mayo. La precipitación media anual varía entre 600 y 1200 mm (Rzedowski 2006).

La principal característica del BTSC es que durante la estación seca, la mayoría de las especies pierden sus hojas. Al respecto, Rzedowski (2006, p. 204) señala: “ aunque la caída del follaje no es necesariamente simultánea para las diferentes especies, son muchos los meses durante los cuales se mantiene la fisonomía correspondiente al letargo estacional. Este se ve interrumpido ocasionalmente por el verdor de alguna cactácea u otro de los escasos elementos siempre verdes”. Respecto a la estructura, el BTC está conformado por un estrato arbóreo (pueden presentarse dos), cuya altura oscila entre los 8 y los 12 m. El follaje es en general de color verde claro, con lo cual se distingue del BTP y el BTSC .

En la parte norte de la Península de Yucatán existía, en una gran área, un tipo de BTC que hoy está casi completamente desaparecido como consecuencia de las actividades humanas, cuya altura puede ser menor a la del BTC que se encuentra en el interior de la Península (hasta 6 m). El aspecto más xerófilo de este BTC propició que algunos autores le den una nomenclatura diferente y lo llamen bosque espinoso, en el que es frecuente encontrar especies como *Bursera simaruba*, *Caesalpinia vesicaria*, *Ceiba aesculifolia*, *Chlorophora tinctoria*, *Diospyros cuneata*, *Guaiacum sanctum*, *Hampea trilobata*, *Metopium brownei*, *Parmentiera aculeata*, y *Piscidia piscipula* (Rzedowski 2006).

3.2. Características históricas de la Península de Yucatán

3.2.1 Paleoambientes en la Península de Yucatán

La investigación paleoambiental en la Península de Yucatán tiene una historia que comienza en los años 60, con estudios enfocados en conocer la relación hombre-ambiente en la época de la civilización Maya (Mueller et al., 2010a). Hacia

finales de 1970, Deevey y colaboradores comenzaron la búsqueda de registros paleoambientales del Pleistoceno (Deevey et al., 1983), los cuales darían luz sobre los cambios climáticos dentro del último periodo glacial en las tierras bajas del Neotrópico. La búsqueda se enfocó en Lagos profundos que hubiesen permanecido con agua aún en los periodos glaciales, que se presumían secos. El primer núcleo que registraba los cambios ambientales más allá del Holoceno fue una secuencia de 20 m de sedimento obtenida del Lago Quexil, Departamento de Petén, Guatemala. Este registro permitió una reconstrucción del periodo deglacial (Leyden et al., 1993) que no contaba con una cronología sólida para el Pleistoceno, dadas limitaciones técnicas de la época (Correa-Metrio et al. 2012a).

En 1999, estudios de reflexión sísmica revelaron que el Lago Petén-Itzá, también ubicado en el departamento de Petén, en Guatemala, contaba con un registro sedimentario que probablemente contenía la historia continua de al menos los últimos 200 ka (Hodell et al., 2006; Mueller et al., 2010a). Dada la gran profundidad del lago (165 m), éste posiblemente permaneció con agua aún durante los periodos más secos de finales del Pleistoceno (Anselmetti et al., 2006). En 2002, un estudio subsecuente de reflexión sísmica evidenció un paquete sedimentario de más de 100 m por debajo de la interface agua-sedimento. De acuerdo a las tasas de sedimentación encontradas en el área, dichos núcleos probablemente abarcarían por lo menos los últimos 200 ka (Anselmetti et al., 2006).

El Lago Petén Itzá fue perforado en la primavera de 2006, como parte del Programa Internacional de Perforación Científica Continental (ICDP, por sus siglas en Inglés), utilizando la Plataforma de Perforación Global de Lagos 800 (GLAD 800, por sus siglas en Inglés). Considerando los estudios de reflexión sísmica se eligieron siete sitios de extracción, y en cada uno se realizaron múltiples perforaciones o *holes* para que, la correlación estratigráfica entre los sedimentos de un mismo sitio, permitiera la construcción de una sección compuesta (Hodell et al., 2006). Las siete secciones compuestas se denominaron como núcleos PI-1, PI-2, PI-3, PI-4, PI-6, PI-7 y PI-9. En conjunto, estos núcleos contienen más de 1300 m de sedimento y abarcan una

temporalidad mayor a 200 ka (Mueller et al., 2010a). Dado que cada núcleo es un compuesto de varias perforaciones, la unidad de medición de profundidad son metros de profundidad en el compuesto, o mcd por sus siglas en inglés. En la actualidad, los siete núcleos se encuentran almacenados en condiciones de preservación óptimas en el *National Lacustrine Core Repository*, en la Universidad de Minnesota.

La información derivada de las investigaciones paleoecológicas previas en la Península de Yucatán, revela que los ambientes regionales, a través de los últimos 86,000 años han sido ampliamente variables. A continuación se presenta una síntesis de las dinámicas ambientales de la región en orden cronológico.

3.2.2. El último periodo glacial en la Península de Yucatán: de 85 a 11 ka

En la Península de Yucatán el único registro paleoclimático publicado a la fecha que abarca la totalidad del último periodo glacial, es el derivado del núcleo PI-6 del Lago Petén-Itzá (Correa-Metrio et al., 2012a, 2012b). Este núcleo, con 75 m de sedimento, contiene la historia ambiental de los últimos 85 ka, cuya historia se ha reconstruido a través de evidencias sedimentológicas y polínicas.

De acuerdo a la evidencia del núcleo PI-6, las condiciones ambientales del último periodo glacial estuvieron influenciadas por cambios de escala milenaria en el Atlántico Norte. De ~85 a ~11 ka, el sedimento compuesto principalmente por carbonatos arcillosos, intercalado con turbidita arenosa, indica que, en promedio, este periodo se caracterizó por un régimen de sedimentación detrítica, asociado un clima relativamente húmedo. Dentro de esta generalidad se observan cinco periodos específicos. En 85 ka, un horizonte de sedimentos gruesos, gasterópodos terrestres y la presencia abundante de polen de taxa xéricos como *Acacia*, *Bursera*, *Celtis*, entre otros, que evidencía una desecación parcial de la cuenca asociada a condiciones climáticas secas. Durante este periodo puntual, la vegetación carece de algún análogo actual. De 85 a 50 ka, los sedimentos transgresivos de carbonato-arcilla, cubiertos por arcilla de

aguas profundas, sugieren que después del periodo descrito previamente, el nivel del lago aumentó y se estabilizó. Los ensamblajes vegetales de ese periodo parecen ser afines a ambientes fríos y áridos como *Alnus*, taxa pertenecientes a Cyperaceae, *Myrica*, entre otros. Sin embargo, los elementos dominantes pertenecen a Melastomataceae y *Celtis*. En el tercer periodo, de 50 a 23 ka, la litología se caracteriza por la alternancia de unidades de yeso y arcilla. La depositación del primer elemento se correlaciona con estadales secos o eventos Heinrich, con registros principalmente de *Acacia*, *Dodonaea*, *Celtis* y de Poaceae, mientras que las unidades de arcilla coinciden con interstadiales húmedos en donde predominan los géneros *Ambrosia*, *Myrica* y *Quercus*. De 23 a 19 ka, cronozona establecida para el Último Glacial Máximo (Mix, 2001), el sedimento, conformado principalmente por arcillas montmorillonitas (principal producto de intemperización de los suelos tropicales en El Petén) y turbiditas de color oscuro, sugiere un clima húmedo y erosión pronunciada en la cuenca. En esta misma dirección, la composición polínica revela una extensa cobertura forestal húmeda. Finalmente, de 18 a 11 ka, se detecta una cronozona establecida por el deglacial, con sedimentos que presentan alternancia entre unidades de yeso y de carbonato de arcilla color crema, que indican fluctuaciones de profundidad entre un nivel del lago bajo a intermedio. En general, las características sedimentológicas sugieren un deglacial generalmente seco.

3.2.3 El Holoceno y los Mayas Antiguos

En ~10.5 ka, el registro de polen de PI-6 muestra un incremento abrupto en la abundancia de Moraceae; la velocidad a la que ocurre este recambio no tiene precedentes en los 85 ka que abarca el registro (Correa-Metrio et al., 2012a), mientras que poco después, en ~8 ka, las unidades de yeso que habían caracterizado el último periodo glacial son reemplazadas por sedimentos orgánicos de aguas profundas y ricos en arcilla (Mueller et al., 2010b). Esta transformación drástica, tanto en las características sedimentarias, así como del ensamble polínico, indican un veloz incremento en las condiciones de calor y humedad en la parte inicial del Holoceno, lo

que probablemente derivó en el establecimiento rápido del bosque tropical. Las condiciones de calor y humedad parecen persistir en el tiempo hasta 3 ka (sólo se presentan cambios menores en 4.5 y 3 ka). A partir de 3 ka en adelante, las condiciones ambientales de la cuenca fueron controladas por las actividades humanas.

4. Registros paleoecológicos y paleoclimáticos de escala glacial-interglacial: Enfoque en la región tropical

4.1 Delimitación temporal de los periodos glaciales e interglaciales

El estudio de los procesos asociados a la variabilidad glacial-interglacial, está vinculado directamente con la exactitud de la escala de tiempo. La comparación de señales climáticas en diferentes registros paleoambientales (registros marinos, de hielo y terrestres) requiere una correlación estratigráfica precisa, lo que influirá directamente en la interpretación de las causas de los patrones observados en la evidencia indirecta (proxies). Así entonces, es imprescindible un modelo de edad⁴ que permita discutir la señal indirecta en relación con el forzamiento. Por estos motivos, en esta sección se describirán brevemente algunos aspectos relevantes sobre la delimitación temporal de los ciclos glacial-interglacial.

En la evidencia de los núcleos terrestres, marinos y de hielo desde ~2.6 ka, se observa una señal globalmente distribuida. De acuerdo a criterios geológicos y climáticos, los cambios que se observan se han clasificado en dos categorías: glaciales e interglaciales. Los glaciales representan períodos en los cuales la extensión de los mantos glaciares incrementó dramáticamente. Los interglaciales representan episodios durante los cuales el clima era incompatible con la gran extensión de los glaciares; el

⁴ El modelo de edad controla la tasa, la forma y la duración de los ciclos. Sin embargo, la frecuencia de muestreo y la precisión cronológica pueden afectar el grado de variabilidad y los valores máximos de la señal glacial-interglacial.

término interglacial deriva de la depositación de sedimentos de clima templado, intercalados entre sedimentos glaciares (Noller et al., 2000).

La terminología glacial-interglacial comenzó a utilizarse en los registros derivados de sedimentos de aguas profundas. Inicialmente se utilizó para denotar los cambios en la temperatura superficial del mar revelada por isótopos de oxígeno en foraminíferos (Emiliani, 1955). Sin embargo, dado que la composición isotópica de oxígeno en los océanos deriva principalmente de los cambios en el volumen de hielo continental, se propuso la extensión y formalización de esta nomenclatura (Shackleton, 1967). Así, utilizando el registro de $\delta^{18}\text{O}$ del núcleo V28-238 del Pacífico Oriental ecuatorial, se definió que los cambios de estado observados en el registro se nombrarían *Marine Isotope Stages* (MIS) del 1 al 22 (Past Interglacials Working Group of PAGES, 2016; Shackleton and Opdyke, 1973).

Cada MIS puede dividirse en subestadios (e.g. MIS 5 se divide en estadios del 5a al 5e), que abarcan valores locales mínimos y máximos de $\delta^{18}\text{O}$, conocidos como eventos isotópicos marinos. Así, el subestadio MIS 5a contiene el evento 5.1, mientras que el MIS 5b contiene el evento 5.2 y así sucesivamente. Aunque en algunas ocasiones ambas notaciones se han utilizado de manera indistinta, estas no son intercambiables. Un subestadio se refiere a un periodo de tiempo (con límites definidos), mientras que un evento se refiere a un punto en el tiempo (Past Interglacials Working Group of PAGES, 2016). Para evitar confusiones y dada la resolución del registro del presente trabajo, se utiliza la nomenclatura de subestadios.

La delimitación temporal de cada MIS está influenciada por la exactitud de la cronología, lo que a su vez deriva de diversos factores entre los que destacan las características intrínsecas de los proxies. Las cronologías derivadas de registros de hielo se han basado principalmente en la *Antarctic Ice Core Chronology 2013* (Bazin et al., 2013; Veres et al., 2013), que está construida con la información de varios núcleos de hielo. Esta cronología, al igual que su versión anterior (*European Project for Ice Coring in Antarctica*, EPICA; *Dome C*), es una cronología de tercera generación (EDC3), obtenida mediante la inversión de un modelo de acumulación de nieve y flujo mecánico de hielo;

utiliza un conjunto de horizontes datados independientemente (marcadores de edad), a lo largo de cada núcleo (Parrenin et al., 2007; Past Interglacials Working Group of PAGES, 2016).

Las cronologías derivadas de registros marinos están datadas por la correlación con la señal de $\delta^{18}O$ del stack marino LR04 (Lisiecki y Raymo, 2005). La cronología de este registro está ligada a un modelo de volumen de hielo impulsado por la insolación, el cual supone tiempos de respuesta fijos. El error estimado para LR04 es ± 4 ka (Past Interglacials Working Group of PAGES, 2016).

La datación radiométrica de la serie de U en espeleotemas y corales, permite conocer con precisión el tiempo de inyección y terminación de los interglaciales (e.g. Cheng et al., 2009). Este tipo de datación absoluta en espeleotemas y corales también permite determinar el tiempo del cambio climático observado y definir su sincronía o asincronía con el forzamiento.

Respecto a los registros terrestres de escala glacial-interglacial, la mayoría carece de material susceptible de datación absoluta, por lo que las cronologías se han obtenido asociando las variaciones litoestratigráficas o bioestratigráficas a un registro astronómico o a las cronologías marinas o de hielo (e.g. Tzedakis et al., 2006). Dado que este procedimiento implica suposiciones sobre asincronía y los tiempos de respuesta, el error asociado podría ser de varios miles de años (Past Interglacials Working Group of PAGES, 2016).

Las cronologías LR04 y EDC3 o AICC2012 están casi totalmente alineadas; sólo en unos cuantos periodos, la primera está adelantada por 3 ka en promedio. A diferencia de esto, las correlaciones entre registros marinos y continentales han mostrado que los límites de los estadios marinos y terrestres no son necesariamente sincrónicos en el tiempo (Past Interglacials Working Group of PAGES, 2016).

4.2 Delimitación temporal de los tres últimos ciclos climáticos del Pleistoceno

Los últimos tres interglaciales corresponden a los estadios isotópicos marinos 7, 5 y 1, siendo este último el actual interglacial. De acuerdo a la cronología del Dome C del European Project for Ice Coring in Antarctica (EPICA), el periodo que abarca el MIS 7 ocurrió de ~245 a ~186 ka (Augustin et al., 2004; Jouzel et al., 2007). La temporalidad que indican las cronologías marinas derivadas del Ocean Drilling Program Site 1123 (ODP 1123) y el Benthic Stack LR04 son muy similares, ya que abarcan de ~245 a ~190 ka (Elderfield et al., 2010; Lisiecki and Raymo, 2005). En el caso del MIS 5, los registros marinos sitúan este periodo entre ~130 y ~115 ka (Elderfield et al., 2010; Lisiecki and Raymo, 2005). Los registros de hielo posicionan la inepción de este periodo en ~137, e indican que se extiende hasta ~125 ka (Jouzel et al., 2007; Kawamura et al., 2007; Parrenin et al., 2007). El actual interglacial u Holoceno, inicia en ~11700 ka y se extiende hasta el presente. Las cronologías derivadas, tanto de registros marinos, como de hielo, parecen coincidir en el punto de inepción del más reciente estadio (Augustin et al., 2004; Rasmussen et al., 2007).

5. Historia de la vegetación de la Península de Yucatán a través de tres ciclos glacial-interglacial

Reconstruir la vegetación en los pasados episodios cálidos del pasado y sus dinámicas durante las transiciones hacia periodos fríos, es de gran importancia para entender los procesos asociados con patrones actuales de su composición vegetal y clima. A este respecto, en las altas latitudes del Hemisferio Norte ha existido una buena

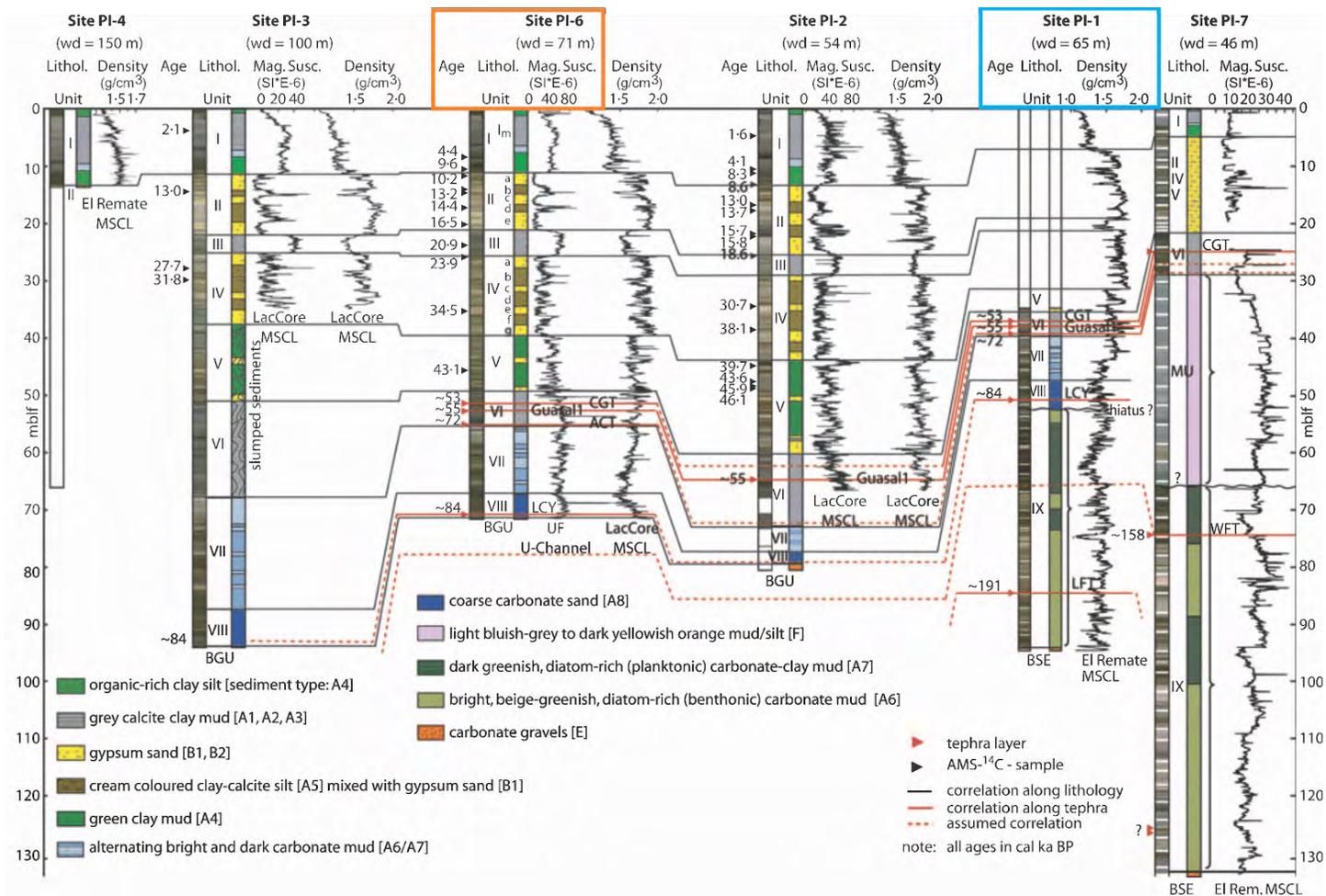


Figura 3. Secuencias sedimentarias PI-1 (recuadro azul) y PI-6 (recuadro naranja) en el contexto de todos los núcleos obtenidos del Lago Petén-Itzá en la expedición de 2006. Cada sitio está documentado (de izquierda a derecha) por edades (ka), imágenes fotográficas, columnas estratigráficas, unidades litológicas (número romanos MU, Unidad abigarrado; BGU, Unidad grava basal; EEB, Basamento), registros de susceptibilidad magnética ($SIX10^{-6}$) y/o la densidad aparente (g/cm^3). Las correlaciones núcleo a núcleo se indican por líneas grises. Las correlaciones de las capas de tefra son señaladas con líneas rojas, mientras que las correlaciones asumidas se marcan con líneas punteadas. La escala de profundidad para todos los sitios es metros de profundidad en el compuesto (mcd), excepto para el sitio de PI-7 donde se encuentra metros bajo piso del lago (mdfl). Imagen obtenida del trabajo de (Mueller et al., 2010a).

documentación de la variabilidad ambiental durante el último ciclo glacial-interglacial, incluso a escala sub-milenaria (e.g. Augustin et al., 2004; Blunier and Brook, 2001). En cambio, en las tierras bajas tropicales, vulnerables ante el calentamiento global y clasificadas (por su alta diversidad y endemismo y a la vez su alto grado de fragmentación) como hotspots o ecorregiones prioritarias (Myers et al., 2000), existen

menos registros de este periodo. Los pocos archivos existentes en tierras altas del trópico, sugieren que los cambios climáticos rápidos en periodos de tiempo corto (variabilidad climática de alta frecuencia) no fue propia del último periodo glacial (Gosling et al., 2008; Hanselman et al., 2005). Sin embargo, dada la escasez de registros continentales, casi no se conoce nada de ciclos climáticos anteriores. Así, con una edad basal de ~250 ka, el núcleo PI-1 del Lago Petén-Itzá, en las tierras bajas de Guatemala, ofrece una excepcional oportunidad para investigar las dinámicas de la vegetación del área durante estadios climáticos que pudieran tener analogía con la época moderna, como los últimos dos periodos interglaciales.

Tabla 1. Tefras identificadas en la secuencia PI-1 de acuerdo a Kutterolf et al. (2016). Las seis fechas fueron utilizadas para la construcción del modelo cronológico de PI-1.

No. de correlación	Identificación (erupción)	Edad (ka)	Sitio en la secuencia	Profundidad (mcd*)
CP 5	Congo	53±3	1B-15H-2, 76.9-78.2	40.74
CP 6	Pacayal Viejo	59	1B-16H-1, 56.5-58	41.6
CP 7	Cosigüina Bajo	~62	1B-16H-1, 2-89.4	41.91
CP 8+9	ARCE	72±3	1B-16H-2, 72.2-73.3	43.24
CP 10	Los Chocoyos	~84	1B-20H-3, 51-60	53.84
CP 13	Tefra L	191±11	1B-31H-1, 72-99	82.53
CP 14	Fesic Mexico	225	1A-30H-2, 7.5-11	87.7

*metros de profundidad en el compuesto, mcd, por sus siglas en inglés

5.2 Métodos

En una primera etapa se obtuvo el registro polínico de PI1 y su modelo cronológico, mientras que en la segunda se unió dicho registro con el de PI6 (Correa-Metrio et al., 2012a), para analizar ambas secuencias como un registro continuo. Estas dos grandes etapas metodológicas corresponden a los dos apartados de esta sección.

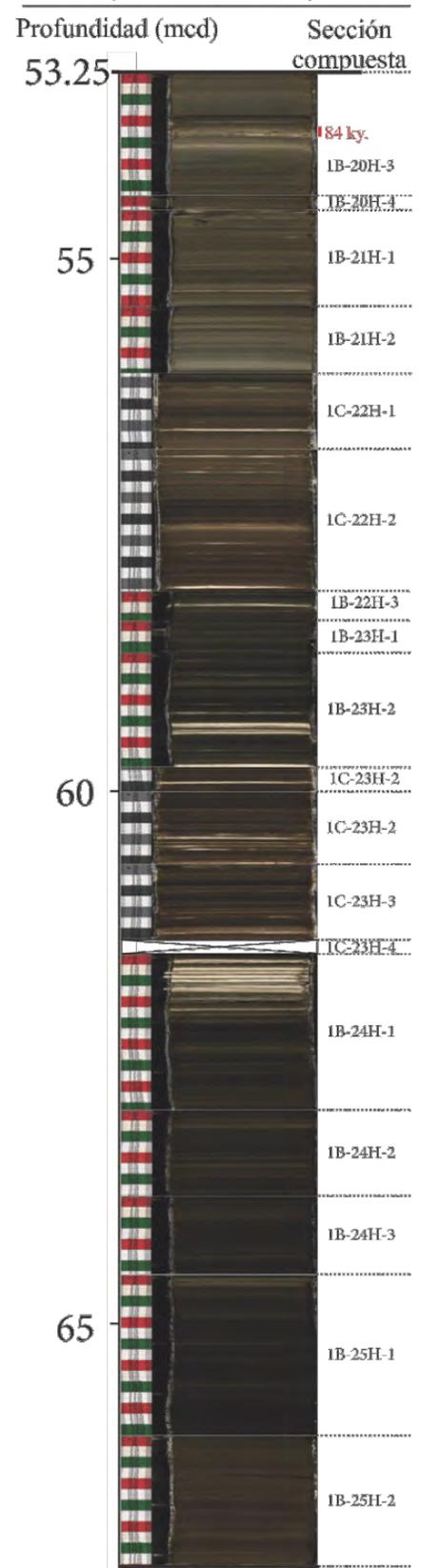
5.2.1. La secuencia PI-1

Características generales y modelo cronológico

Diversos estudios sísmicos realizados entre 1999 y 2002, revelaron que los sedimentos del Lago Petén-Itzá contenían un registro ambiental de las tierras bajas de Guatemala que abarcaba al menos los últimos 200 ka. Esto motivó la organización del proyecto de perforación Petén-Itzá Drilling Program, cuyo objetivo principal fue la recuperación de este registro sedimentario (Hodell et al., 2006). Así, en la primavera de 2006, como parte del International Continental Scientific Drilling Program, el Lago Petén-Itzá fue perforado utilizando la plataforma de Perforación Global de Lagos 800 (GLAD 800, por sus siglas en Inglés). Se recuperaron siete núcleos sedimentarios de diferentes zonas del lago (PI-1, PI-2, PI-3, PI-4, PI-6, PI-7 y PI-9). Los núcleos fueron depositados en el National Lacustrine Core Repository, en la Universidad de Minnesota.

Al día de hoy, diversos estudios paleoecológicos y

Figura 5. Litología de la sección compuesta PI-1 (53.25 - 95.4 mcd)



paleoclimáticos basados en el núcleo PI-6 (con 75 m de sedimento), han permitido conocer la historia ambiental de los últimos 85 ka (Correa-Metrio et al., 2012a, 2014b, Mueller et al., 2010a, b; Pérez et al., 2011). En el presente trabajo, el análisis palinológico del núcleo PI-1 (con 95 m de sedimento) complementa la historia que revela el registro de PI-6, para así conocer la historia continua de la vegetación de la Península durante los últimos 250 ka.

Se eligió el núcleo PI-1 porque los objetivos del estudio precisaban el análisis polínico de una secuencia sedimentaria que temporalmente cubriera más allá de 85 ka y abarcara múltiples ciclos glacial-interglacial. Las primeras investigaciones derivadas de la perforación del Lago Petén-Itzá mostraron que los núcleos PI-1 y PI-7 contenían registros milenarios, de al menos los últimos dos ciclos glacial-interglacial (Anselmetti et al., 2006; Mueller et al., 2010b)). De esos dos núcleos, se eligió la secuencia de PI-1 por tener, hasta la fecha, mejores posibilidades de control cronológico (Kutterolf et al., 2016).

Con el propósito de delimitar la temporalidad del registro PI-1, se elaboró un modelo cronológico utilizando siete fechas derivadas de la identificación y correlación de las tefras encontradas dentro de la secuencia en investigaciones previas (Kutterolf et al., 2016; Mueller et al., 2010b) (Tabla 1). El modelo se elaboró mediante interpolación lineal, asumiendo sedimentación uniforme entre edades contiguas. La temporalidad de la secuencia fue expresada en miles de años antes del presente (ka).



Características sedimentológicas

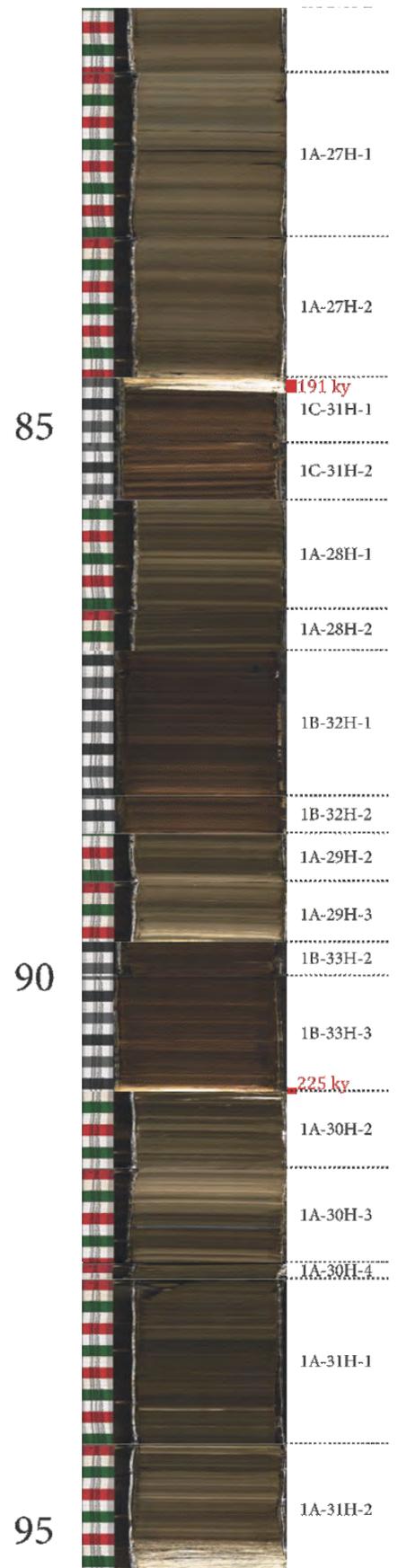
De acuerdo con el principal estudio sedimentológico de los núcleos de Petén-Itzá (Mueller et. al. 2010b), la secuencia PI-1 está compuesta por 5 tipos de sedimento (Tabla 2), que se distribuyen en la secuencia de acuerdo a las siguientes unidades litoestratigráficas:

Unidad IX (250 a ~85 ka)

Esta unidad representa los sedimentos depositados algún tiempo antes de un hiato que finalizó hace ~85 ka y va hasta ~250 ka. Esta unidad se caracteriza por la alternancia de dos tipos de sedimento: i) barro arcilla-carbonato, marrón-verdoso, oscuro y finamente laminado en escala milimétrica (sedimento tipo A7) y ii) barro beige, homogéneo y brillante (sedimento tipo A6). Los paquetes oscuros y ricos en arcilla contienen diatomeas planctónicas (*Aulacoseira* sp.), mientras que los sedimentos claros, ricos en arcilla, están dominados por diatomeas bentónicas (*Mastoglia* y *Denticula*). Por lo tanto, las alternancias entre ambos tipos de sedimento sugieren fluctuaciones constantes en los niveles del lago. Frecuentemente se encuentran intercaladas láminas oscuras de turbiditas (sedimentos tipo A3).

Unidad VIII (85 a 78 ka)

Esta unidad consiste en sedimentos de limos-arenosos carbonatados, gruesos, gris-verdosos, con macrorestos orgánicos abundantes y fragmentos de gasterópodos lacustres (sedimentos tipo A8). En esta unidad están intercaladas capas



densas de arena blanca, rica en carbonatos. La arena está salpicada de trozos de roca caliza, duros y sólidos. Además, contiene interbedadas turbiditas de arena de hasta 5 mm de espesor.

Tabla 2. Nomenclatura y descripción de los principales tipos de sedimento identificados en la secuencia PI-1

Tipo de sedimento	Mineralogía dominante/composición	Estructuras sedimentarias	Interpretación/ambiente de depositación	Fotografía
A1. Barro gris	Montmorillonita, calcita	Arcilla en láminas finas (cientos de micrómetros) y homogéneas, rico en gasterópodos retrabajados	Entrada a la cuenca de detritus de suelo erosionado y de roca caliza erosionada	 <p>2A - 2H - 2 (64 - 90 cm)</p> <p>A1</p> <p>A3</p> <p>A1</p>
A3. Arena-limo gris oscura	Montmorillonita, calcita	Secuencias en gradiente, de hasta 5 cm de grosor, caracterizadas por: gradientes de color desde una base gris oscuro a una parte superior gris claro, densidad decreciente hacia la parte superior y contactos irregulares en la base.	Corrientes turbias que transportan suelo erosionado de la cuenca durante eventos de inundación.	

A6.
Barro brillante
y beige

Calcita

Barro finamente laminado (escala milimétrica) con algunos cristales euhédricos, rico en diatomeas bentónicas.

Ambiente de aguas someras a sublitoral.



A7.
Barro
verdoso-marrón
oscuro

Montmorillonita,
calcita

Barro con láminas finas y homogéneas, rico en materia orgánica y en diatomeas planctónicas

Ambiente de agua profunda a sublitoral.

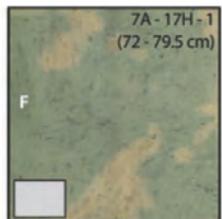


A8.
Limo-Arena
beige-verdoso

Calcita

Carbonatos pobremente clasificados, intercalados por láminas de arena de hasta 5mm de grosor. Restos de madera embebidos. Rico en restos de conchas.

Producción de CaCO₃ en un entorno de alta energía de la zona litoral



F.
Barro-limo moteado gris claro azulado a anaranjado oscuro amarillento.

Montmorillonita,
calcita y pirita

Sedimento finamente granulado, sin estructura y pegajoso.

Formado en condiciones de humedad, probablemente en condiciones anaerobias y en presencia de microorganismos anaerobios.

Unidad VII (78 A 58 ka)

Esta unidad sedimentaria está conformada por alternancias rítmicas entre secuencias beige claro de lodo carbonatado y secuencias laminadas de barro carbonatado café-verdoso, ricas en compuestos orgánicos. Las láminas más oscuras, compuestas de arcilla, contienen diatomeas planctónicas (*Aulacoseira* sp.), mientras que las bandas de carbonato más brillantes son ricas en diatomeas bentónicas (*Mastogloia* y *Denticula*).

Unidad VI (58 a 49 ka)

Está compuesta principalmente por barro laminado de montmorillonita (sedimento tipo A1), que está parcialmente moteado con manchas oscuras, ricas en materia orgánica. Esta unidad está interrumpida por secuencias de turbidita (sedimento tipo A3). Esta unidad contiene fragmentos de gasterópodos.

Análisis Polínico

En 2009, se tomaron 300 muestras de sedimento a lo largo del núcleo P11 (sitios A y B). El muestreo procuró un intervalo de 30 cm entre cada muestra y un volumen de 0.5 cm³ en cada una. En el laboratorio de Paleoecología, del *Florida Institute of Technology*, E.U.A., el sedimento de cada muestra fue procesado de acuerdo a protocolos estándar (Faegri e Iversen, 1964), para la separación y concentración de los palinomorfos. Al comienzo de la preparación, a cada muestra le fue agregada una tableta con ~18,500 esporas de *Lycopodium* como marcador exótico para calcular la concentración de granos de polen (granos/cm³) (Stockmarr, 1971).

Para el presente trabajo se seleccionaron 210 muestras palinológicas de las 300 existentes. Se eligieron aquellas que se encontraban en la sección más profunda de la secuencia, aquella que de acuerdo al modelo cronológico supera los 75 ka (entre 43 y 91 mcd). En cada muestra, mediante observación en microscopía de luz transmitida (aumentos de 400x y 1000x), se identificaron y contaron todos los granos de polen y las esporas hasta alcanzar una suma de 200 granos de polen, o 2000 esporas de *Lycopodium*, lo que ocurriera primero (sensu (Birks and Birks, 2004)). Para garantizar la consistencia

con análisis palinológicos previos, tres taxa de plantas terrestres, *Pinus*, *Quercus* y *Moraceae*, así como todos los taxa acuáticos y las esporas, fueron excluidos de la suma de polen. A pesar de su exclusión, estos taxa sí fueron identificados y contados para el cálculo de su abundancia sobre la suma de polen. Por otra parte, en el caso de las briofitas y pteridofitas, por la dificultad que conlleva su identificación en comparación con la cantidad de información que brindan en términos paleoecológicos, estas fueron separadas únicamente por morfotipos, considerando la textura de la pared y el tipo de abertura. Las esporas no fueron incluidas en la suma de polen (Birks, 1986).

Los resultados del análisis se expresaron en un diagrama de abundancia relativa versus profundidad, donde se graficaron los taxa que presentaron porcentajes mayores a 1 % en más de una muestra. El porcentaje de los taxa que fueron excluidos de la suma de polen, también fue calculado sobre la suma de polen y añadido al diagrama (Fig. 5).

Para la simplificación de la descripción e interpretación del diagrama de polen, éste se dividió en zonas y sub-zonas. Con base en el principio de parsimonia (Sober, 1991), las divisiones se delimitaron observando los patrones emergentes. Así, las zonas identifican períodos durante los cuales la composición de la vegetación expresa un cambio evidentemente grande respecto a la composición de las de las zonas que le preceden y anteceden, mientras que las subzonas identifican cambios evidentemente de menor magnitud dentro de las zonas.

5.2.2. Los registros PI-1 y PI-6 como una secuencia continua

La unión de las secuencias PI-1 y PI-6 se basó en el modelo cronológico establecido para cada una. En el caso de esta última, posee una cronología refinada que, desde 43 ka hasta el presente, que está basada en 39 fechamientos de ^{14}C (algunas dataciones fueron realizados en los núcleos PI-2 y PI-3 y correlacionados en PI-6) (Correa-Metrio et al., 2012a; Mueller et al., 2010b). En los sedimentos depositados antes de 43 ka, las edades fueron derivadas mediante la identificación de 3 tefras: Congo (53 ± 3 ka en 52.48 cm), Guasal1 (c. 55 ka en 53.5 m), y Los Chocoyos (LCY) (84 ± 0.5 ka en 79.99 m). Por otra

parte, el modelo cronológico de la sección de PI1 en la que se realizó el análisis polínico está basado en la identificación de 3 tefras (Fig. 6). El común denominador en ambas secuencias es la presencia de la tefra Los Chocoyos en el piso de la secuencia PI-6 y en el techo de PI-1, por lo que se eligió esta edad como punto de unión entre ambas secuencias. Dado que la muestra más joven de PI-1 tiene una edad de 75 ka, existe una zona de superposición entre las dos secuencias. En esta zona, la abundancia de los principales taxa fue la misma para ambos registros, por lo que de 85 a 75 ka se decidió utilizar únicamente el registro de PI-6. Posterior a la unión de las secuencias, los datos polínicos de los dos registros fueron expresados en un diagrama de polen que representa la distribución de los porcentajes de los taxa a lo largo de la línea temporal.

Ordenación numérica

Con el propósito de facilitar y robustecer la interpretación del registro polínico, se realizó un Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA, por sus siglas en inglés). Este método numérico contabiliza la varianza dentro del espectro polínico y ordena las muestras (y/o los taxa) dentro de un espacio común de baja dimensionalidad, generalmente en dos gradientes ortogonales que describen las principales tendencias de variación. El eje 1 posee la mayor cantidad de varianza explicada (Hill and Gauch, 1980).

Además de permitir la simplificación de la información multidimensional en pocos ejes, el DCA tiene la ventaja de permitir relacionar la ordenación (a lo largo de los ejes) con gradientes o variables ambientales (Correa-Metrio et al., 2014a). De acuerdo a investigaciones previas, en la región de la Península de Yucatán y montañas adyacentes, el espacio reescalado generado por los puntajes del DCA, refleja el espacio ecológico, definido por las comunidades representadas en el espectro de polen (Correa-Metrio et al., 2014a, 2011). Así, la distancia euclidiana entre muestras del registro calculada a partir de los puntajes de cada muestra representa diferencias de composición y estructura de las asociaciones de polen que las conforman. La distancia está dada en desviaciones estándar (SD), de forma que una SD implica el recambio del

50 % de la composición polínica (Hill and Gauch, 1980). Así, el recambio ecológico se calculó como la distancia euclidiana entre muestras contiguas, utilizando los primeros cuatro ejes de DCA.

Los taxa raros fueron filtrados del Análisis de Correspondencia sin Tendencia. Si bien éstos brindan la posibilidad de identificar dinámicas muy específicas dentro del registro de polen, el presente estudio tiene como objetivo reconocer los patrones generales. En este mismo sentido, estos taxa tienden a influir en la medición de disimilitud entre las muestras, creando estimaciones incorrectas de la longitud de los gradientes geométricos y por ende de la estimación ambiental (Eilertsen et al., 1990).

Con el propósito de identificar si la diferente resolución de las dos secuencias que conforman el registro de 250 ka (mientras para PI-6 se cuenta con una resolución temporal promedio de 175 años, para el núcleo PI-1 ésta es de 834 años), afectaba los patrones identificados en la ordenación, se realizó un remuestreo. Sin embargo, aun con la misma resolución en ambas secuencias, los patrones identificados fueron los mismos. Se decidió entonces trabajar sobre la ordenación basada en toda las muestras. En estos análisis se utilizó el lenguaje y ambiente de programación R y específicamente los paquetes vegan (Oksanen et al., 2008) y paleoMAS (Correa-Metrio et al., 2012c).

Distancia mínima a lo moderno

Con el propósito de caracterizar los patrones en el recambio de la vegetación, se evaluó la analogía entre el registro de polen fósil y diversas muestras de polen moderno. Los análisis numéricos que evalúan la analogía a lo moderno utilizan dos tipos de datos: aquellos provenientes de las muestras de polen fósil y otros provenientes de muestras de polen moderno⁵. Las muestras de polen moderno son extraídas del material

⁵ Las muestras de polen moderno son extraídas de los sedimentos más recientes depositados en geoformas (ríos, lagos, cenotes, entre otros) que funcionan como “trampas” que capturan la lluvia de polen de la vegetación moderna regional. Las muestras de polen moderno ofrecen una buena representación de la vegetación parental en términos de composición y estructura bajo las condiciones ambientales modernas. Aunque las relaciones polen-vegetación no son uno a uno, el carácter multivariado de los conjuntos de polen expresado en la frecuencia relativa de

sedimentario de la interfaz agua-sedimento en lagos y cenotes. Dados los propósitos del análisis, se procura que los cuerpos de agua muestreados se encuentren dentro de una vegetación relativamente intacta, donde el impacto humano sea mínimo.

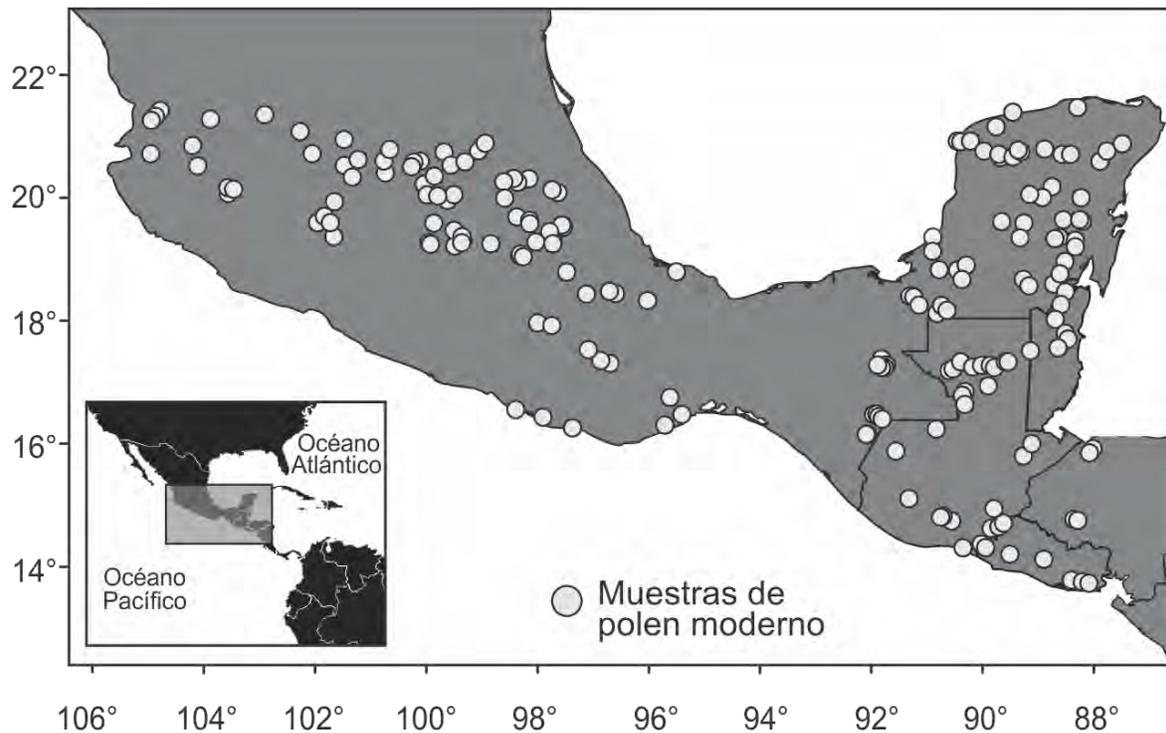


Figura 5. Registros de polen moderno (Caballero-Rodríguez y Franco-Gaviria, 2017).

El grado de analogía se evalúa considerando la distancia numérica entre cada una de las muestras de polen fósil y las diferentes muestras de polen moderno. La muestra de polen moderno que obtenga la distancia mínima a una determinada muestra fósil puede ser considerada como el análogo más probable. Para Nueva Inglaterra, distancias mínimas de cuerda cuadrada > 0.15 (Overpeck et al., 1985) o > 0.35 (Gill et al., 2009) han sido consideradas indicadores de vegetación no análoga.

Para el análisis del presente estudio, los datos fósiles derivaron del registro polínico del núcleo PI-1 del Lago Petén-Itzá, mientras que los modernos provinieron de

los taxones que conforman la comunidad, refleja la diversidad α , β y γ (Birks and Birks 2004; Caballero-Rodríguez et al. 2017).

diferentes muestreos en 224 cuerpos de agua. Fueron colectadas por el M. en C. Juan F. Franco-Gaviria (Franco-Gaviria, 2017), la M. en C. Dayenari Caballero-Rodríguez (Caballero-Rodríguez et al., 2017; Caballero-Rodríguez y Franco-Gaviria, 2017), el Dr. Alexander Correa-Metrio (Correa-Metrio et al., 2011) y la Dra. Liseth Pérez. El área geográfica que abarcan las muestras modernas va de 87°40' a 104°45' O y de 13°09' a 21°34' N (Fig. 5). Esta área comprende elevaciones que van de los 0 a los 3860 m s.n.m. En conjunto, los datos fósiles y modernos suman 876 muestras descritas en términos de 391 taxa (incluyendo desconocidos).

El análisis numérico de los datos se basó en un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) (Hill and Gauch, 1980). Considerando que la ordenación fue producida usando todas las muestras fósiles y modernas de polen, la distancia entre ellas dentro de la ordenación representa la disimilitud entre conjuntos de vegetación modernos y pasados.

Las distancias de composición entre las muestras modernas se calcularon utilizando los puntajes de los cuatro primeros ejes del DCA. Posteriormente, estas distancias se resumieron a través de una función de densidad de probabilidad, compuesta de una mezcla finita de dos distribuciones Gaussianas (Bolker, 2008). Mediante la función de densidad de probabilidad se identificaron dos distribuciones normales (λ_1 y λ_2), cada una de ellas representada por una proporción de la mezcla (Caballero-Rodríguez et al., 2017). La distribución λ_1 está compuesta por las distancias entre localidades caracterizadas por conjuntos de polen similares (S de aquí en adelante), mientras que λ_2 es una distribución compuesta por distancias entre localidades cuyas agrupaciones de polen fueron significativamente diferentes (D de aquí en adelante). Las medias de S y de D en el 95° cuantil de S, establecieron los parámetros para clasificar las distancias entre ensamblajes en tres categorías: (1) similares, ensamblajes con distancias entre ellos por debajo de la media de S; (2) probablemente similares, asociaciones de polen con distancias entre ellas dentro del rango definido por las medias de S y D; y (3) conjuntos de polen disimilares entre ellos, dentro del rango definido por la media de D y el quinto cuantil de S. Estas categorías se

utilizaron entonces para evaluar los registros fósiles, tanto del grado de analogía entre muestras fósiles y modernas, como del recambio ecológico entre muestras fósiles sucesivas.

5.3. Resultados

5.3. El registro de polen entre 250 y 85 ka

Modelo cronológico

El modelo cronológico mostró que durante el periodo que abarca el registro polínico, ocurrieron por lo menos tres cambios en la velocidad de sedimentación (Fig. 6). Así, entre 91.3 y 82.5 mcd, la tasa de sedimentación fue de 15.3 cm/ka, mientras que entre 82.5 y 58.8 mcd fue de 26.7 cm/ka y entre 58.8 y 43 mcd fue de 88.3 cm/ka. Estos datos revelan que la parte basal de la secuencia PI-1 se depositó hace ~250 ka, mientras que el techo de la secuencia analizada se depositó hace ~76 mil años.

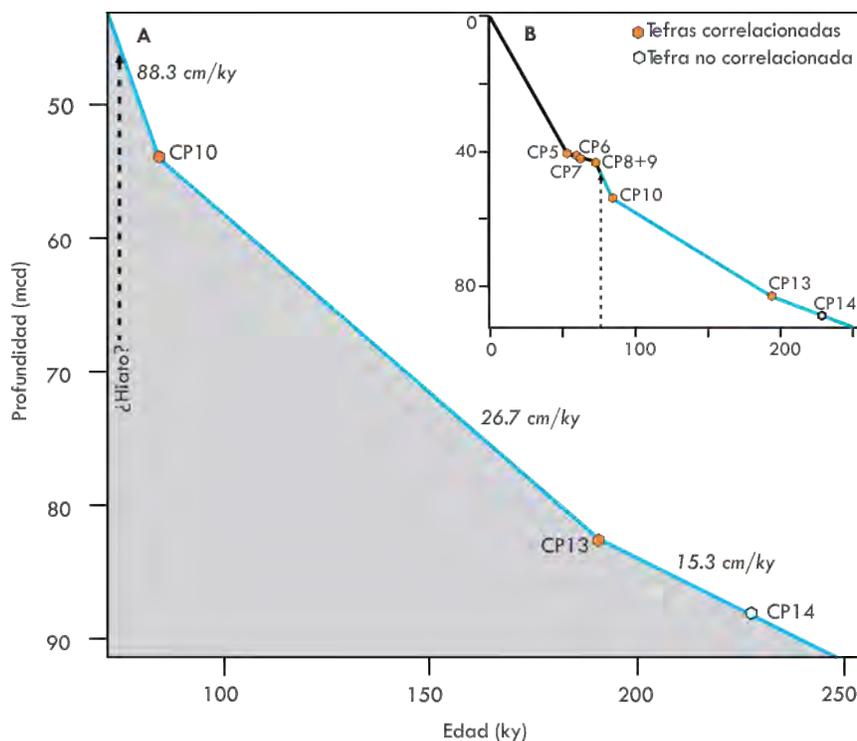


Figura 6. (A) Modelo de edad para la sección del análisis polínico, en el contexto de (B)

el modelo de edad para toda la secuencia PI-1. La identificación de las tefras (CP) utilizadas en el modelo se especifica en la tabla 1.

Análisis Polínico

Se analizaron 210 muestras. En promedio, en cada una fue necesario identificar y contar en promedio 466 palinomorfos (esfuerzo de muestreo) para alcanzar la suma de 200 granos de polen. En la totalidad del análisis polínico, fueron identificados 207 taxa (Tabla 3). De éstos, 187 pertenecen al grupo de las plantas espermatofitas, mientras que 20 se agrupan dentro de las briofitas y pteridofitas. En el caso de las espermatofitas, éstas fueron identificadas en tres niveles taxonómicos: 44 morfotipos a nivel de familia, 6 a nivel de subfamilia y 113 a nivel de género. En el grupo de las briofitas se identificaron 15 morfotipos. Existieron 23 morfotipos, a los que se denominó “desconocidos más un carácter de identificación” de los que sólo se pudo determinar su pertenencia al grupo de las espermatofitas. La abundancia de los “desconocidos” nunca superó el 1% en ninguna muestra.

Tabla 3. Lista de los taxa de plantas Espermatofitas identificados y contados en el análisis polínico

Familia	Subfamilia	Género			Desconocido
Acanthaceae	Caesalpinioideae	<i>Abies</i>	<i>Guarea</i>	<i>Schefflera</i>	Aff. <i>Evolvulus</i>
Amaranthaceae	Liguliflorae	<i>Acacia</i>	<i>Guettarda</i>	<i>Schinus</i>	Aff. <i>Juniperus</i>
Amaryllidaceae	Papilionoideae	<i>Acalypha</i>	<i>Gustavia</i>	<i>Sedum</i>	Aff. <i>Lonchocarpus</i>
Anacardiaceae	Tubuliflorae	<i>Aegiphila</i>	<i>Hamelia</i>	<i>Serjania</i>	Aff. <i>Piper</i>
Annonaceae		<i>Alchornea</i>	<i>Hedyosmum</i>	<i>Solanum</i>	U1
Apiaceae		<i>Alnus</i>	<i>Heisteria</i>	<i>Spondias</i>	U2
Apocynaceae		<i>Alternanthera</i>	<i>Hyeronima</i>	<i>Stemodia</i>	U3
Araliaceae		<i>Ambrosia</i>	<i>Hymenaea</i>	<i>Strychnos</i>	U4

Arecaceae	<i>Anacardium</i>	<i>Hyptis</i>	<i>Swartzia</i>	U5
Bignoniaceae	<i>Anthodon</i>	<i>Ilex</i>	<i>Theobroma</i>	U6
Bombacaceae	<i>Aphelandra</i>	<i>Inga</i>	<i>Tournefortia</i>	U7
Boraginaceae	<i>Begonia</i>	<i>Iresine</i>	<i>Trema</i>	U8
Brassicaceae	<i>Borreria</i>	<i>Juglans</i>	<i>Trichanthera</i>	U9
Cactaceae	<i>Brosimum</i>	<i>Justicia</i>	<i>Trichilia</i>	U10
Celastraceae	<i>Brownea</i>	<i>Licania</i>	<i>Trichospermum</i>	U11
Clusiaceae	<i>Bumelia</i>	<i>Lindernia</i>	<i>Typha</i>	U12
Combretaceae	<i>Bursera</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Ulmus</i>	U13
Convolvulaceae	<i>Buxus</i>	<i>Loxopterygium</i>	<i>Vismia</i>	U14
Cucurbitaceae	<i>Byrsonima</i>	<i>Ludwigia</i>	<i>Vitex</i>	U15
Cyperaceae	<i>Caesalpinia</i>	<i>Machaerium</i>	<i>Vitis</i>	U16
Dilleniaceae	<i>Capparis</i>	<i>Mandevilla</i>	<i>Warszewiczia</i>	U17
Ericaceae	<i>Cardiospermum</i>	<i>Maripa</i>	<i>Zanthoxylum</i>	U18
Euphorbiaceae	<i>Caryocar</i>	<i>Mimosa</i>		U19
Fabaceae	<i>Casearia</i>	<i>Myrica</i>		U20
Lamiaceae	<i>Cassia</i>	<i>Myrsine</i>		
Lauraceae	<i>Cecropia</i>	<i>Oreopanax</i>		
Loranthaceae	<i>Cedrela</i>	<i>Pachira</i>		
Malpighiaceae	<i>Celtis</i>	<i>Passiflora</i>		
Malvaceae	<i>Centropogon</i>	<i>Paullinia</i>		
Melastomataceae	<i>Citrus</i>	<i>Philodendron</i>		
Meliaceae	<i>Clethra</i>	<i>Pinus</i>		
Moraceae	<i>Connarus</i>	<i>Podocarpus</i>		
Myrtaceae	<i>Cordia</i>	<i>Polygala</i>		

Poaceae	<i>Crescentia</i>	<i>Polygonum</i>
Portulacaceae	<i>Croton</i>	<i>Posoqueria</i>
Rubiaceae	<i>Cupania</i>	<i>Pouteria</i>
Rutaceae	<i>Dodonaea</i>	<i>Prosopis</i>
Salicaceae	<i>Doliocarpus</i>	<i>Protium</i>
Sapindaceae	<i>Drymaria</i>	<i>Psidium</i>
Sapotaceae	<i>Erythrina</i>	<i>Psychotria</i>
Scrophulariaceae	<i>Erythroxylum</i>	<i>Pterocarpus</i>
Solanaceae	<i>Eugenia</i>	<i>Quercus</i>
Staphyleaceae	<i>Faramea</i>	<i>Sabicea</i>
Tiliaceae	<i>Ficus</i>	<i>Sagittaria</i>
Vitaceae	<i>Genipa</i>	<i>Sapium</i>

Respecto a la estratificación del diagrama, los grupos formados se categorizaron en dos niveles jerárquicos denominados zonas y subzonas. Las zonas identifican cuatro períodos con fuertes cambios en la tendencia de la vegetación. Las subzonas identifican cambios menos drásticos, pero evidentes, dentro de las zonas. De lo más antiguo a lo más reciente, se presenta la descripción de las zonas y sub-zonas:

Zona 1. De 250 a 195 ka

Taxa tropicales como *Alchornea*, *Begonia*, *Brosimum*, *Caesalpinia*, *Ficus*, *Psychotria* y *Trema* se presentan en porcentajes altos, pues cada uno representa entre el 6 y el 12 % de la suma de polen. Sin embargo, el taxa dominante es *Moraceae*, que alcanza una representación máxima de 150 %. En contraste con esto, los taxa de afinidades templadas como *Myrica*, *Pinus*, y *Quercus* se encuentran en porcentajes muy bajos, los primeros dos taxa no superan el 2 %, mientras que el tercero oscila entre el 11 y el 26 % en la sub-zona 1a y alcanza un valor máximo de 70 % en la sub-zona 1b.

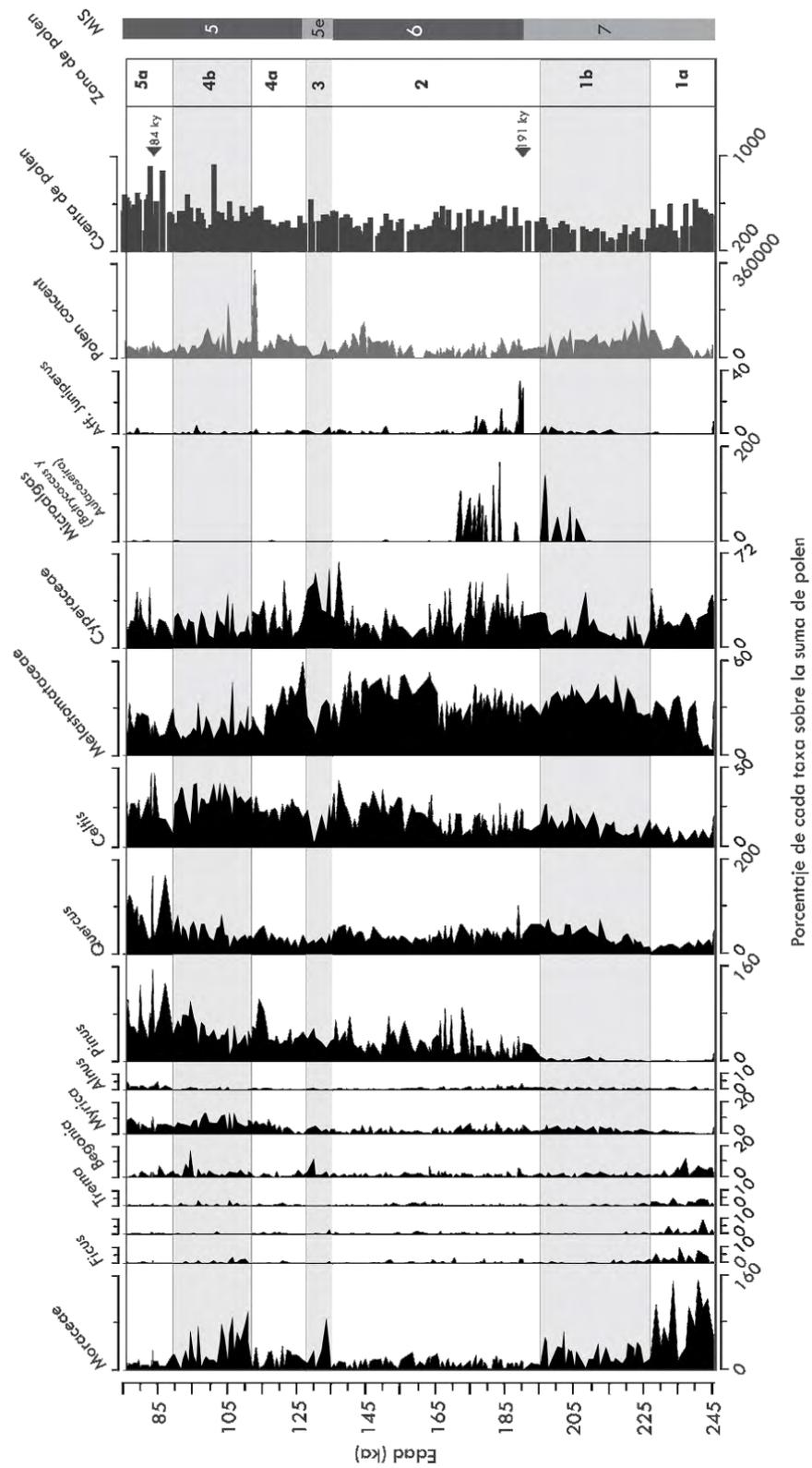


Figura 7. Registro de polen de 250 a 75 ka derivado de la secuencia PI-1.

Sub-Zona 1a. De 250 a 227 ka

La composición palinológica está preponderantemente compuesta por especies de la familia Moraceae, cuyos porcentajes superan el 100 % sobre la suma de polen. Particularmente, en 241 y 233 ka se presentan dos picos de Moraceae que alcanzan el 160 %. Los porcentajes de otros géneros tropicales como *Alchornea*, *Begonia* y *Trema*, alcanzan sus valores más altos de todo el registro, 7, 12 y 5 % respectivamente.

Sub-zona 1b. De 227 a 195 ka

Los porcentajes de Moraceae descienden hasta valores promedio de 80%. Otros taxa tropicales como *Begonia*, *Ficus*, *Psychotria* y *Trema*, apenas alcanzan a estar representados, pues ninguno representa más del 4%. *Pinus* no supera el 2 % en toda la zona, pero *Quercus* duplica su abundancia respecto a la sub-zona anterior y alcanza valores de hasta 70 %.

Zona 2. De 195 a 136 ka

En términos generales, este periodo se caracteriza por la disminución e incluso supresión de los taxa con afinidades tropicales, versus el incremento y persistencia de taxa con afinidades templadas. Particularmente, en la parte más antigua de esta zona, Moraceae disminuye drásticamente, en contraposición con un incremento abrupto de *Pinus*. El primer taxa pasa de un valor promedio de 80 % en la zona anterior a un valor promedio de 25 %, mientras que el segundo pasa de porcentajes menores a 2 % a un valor de 35 %. Otros taxa de afinidad tropical presentan dinámicas concordantes con la tendencia de Moraceae, por ejemplo, *Alchornea*, *Begonia*, *Ficus* y *Psychotria* se mantienen con valores menores a 1% la mayor parte del periodo, sólo en momentos puntuales alcanzan valores máximos de 2.5%. Otros taxa tropicales como *Brosimum*, *Spondias* y *Trema*, nunca representan más del 1.5 % de la suma de polen.

Zona 3. De 136 a 127 ka

En 134 ka hay un incremento abrupto en Moraceae, que pasa de valores promedio de 25 % a un valor pico de 100 %. Este cambio de tendencia es de corta duración, pues poco tiempo después de haber comenzado, la presencia de Moraceae disminuye hasta 11 % en un evento que coincide con un descenso abrupto de *Celtis* y Melastomataceae, cuyos porcentajes en 128 ka representan el 3 y el 13 % de la suma de polen respectivamente.

Zona 4. De 127 a 90 ka

Los taxa que representaron la zona 2, también representan la zona 4. Los porcentajes de abundancia de cada taxa en ambas zonas son muy similares. Los dos géneros más abundantes son *Celtis* y Melastomataceae, con porcentajes promedio de 27.8 % (mín: 14 %, máx: 40 %) y 24 % (mín: 10 %, máx: 60 %) respectivamente.

Sub-zona 4a. De 127 a 112 ka

La mayoría de los taxa regresan a los valores que en promedio mantuvieron a través de la zona 2. La zona termina con un incremento en los porcentajes de *Pinus* que llega a representar el 100 % sobre la suma de polen en 115 ka.

Sub-zona 4b. De 112 a 90 ka

Los porcentajes de *Pinus* disminuyen. De manera contraria, la presencia de *Begonia*, *Ficus*, y *Psychotria* incrementa de tal forma que, en algunos momentos puntuales, estos taxa obtienen porcentajes máximos de 8, 5 y 4 % respectivamente. El aumento más importante lo protagoniza Moraceae, pues los valores promedio de 30 % en la zona anterior se incrementan en esta zona y representan hasta el 100 % sobre la suma de polen en la parte inicial de esta sub-zona.

Zona 5. De 90 a 17 ka

Predominan los taxa de afinidad templada, pero no con una abundancia homogénea durante todo el periodo. Se presentan cambios en la composición de la vegetación que indican un decrecimiento continuo de la temperatura. El cambio más grande ocurre en 60 ka.

Sub- zona 5a. De 90 a 76 ka

Moraceae disminuye su abundancia hasta alcanzar un valor promedio del 20 %. La presencia de géneros de afinidades templadas como *Alnus*, *Pinus* y *Quercus* incrementa abruptamente, de tal forma que estos alcanzan sus valores más altos en la secuencia PI-1. Entre 90 y 83 ka, el primer taxa representa en promedio el 5 % de la suma de polen, mientras que los otros dos taxa representan en promedio el 140 y 166 % sobre la suma de polen respectivamente. Los valores de *Myrica* en la zona 4, se mantienen iguales en este periodo.

5.3.2. El registro de polen desde 85 ky hasta el presente

Sub-zona 5a. De 85 a 60 ka

Algunos de los taxa más abundantes de la zona 4 como *Celtis*, Melastomataceae y *Myrica* mantienen los mismos porcentajes durante este periodo. Sin embargo, a diferencia de la zona 4, en la zona 5a taxa de afinidad templada como *Alnus*, *Pinus*, Poaceae y *Quercus*, incrementan significativamente su presencia y se vuelven dominantes. Estos taxa llegan a obtener, en episodios puntuales de este periodo de tiempo, valores máximos de 8, 235, 25 y 242 %, respectivamente.

Sub-zona 5b. De 60 a 17 ka

Celtis y Melastomataceae pierden los altos porcentajes que habían mantenido hasta este punto del registro. Los porcentajes de ambos taxa se mantienen, la

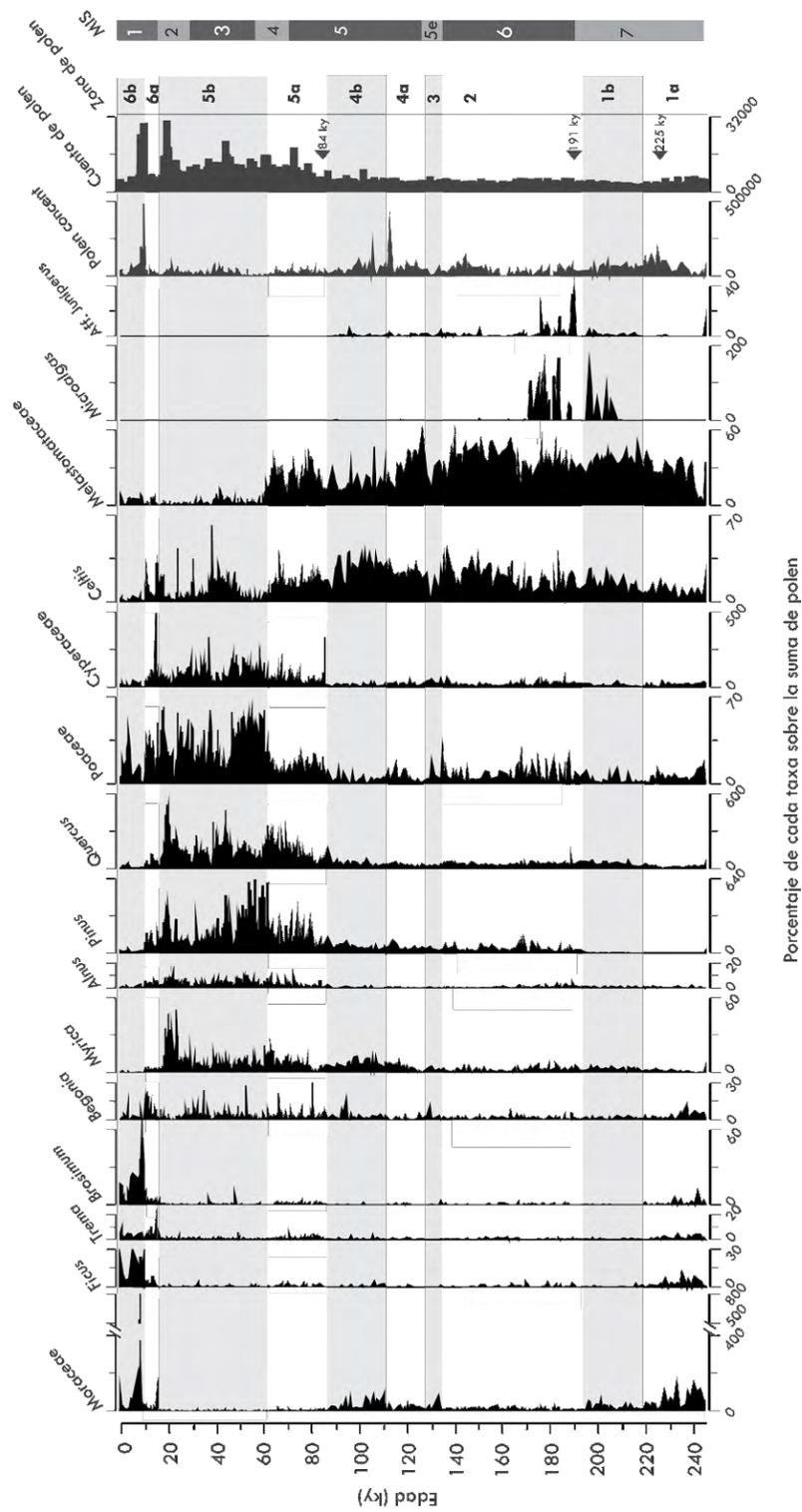


Figura 8. Registro de polen de 250 ka al presente, derivado de la unión de las secuencias polínicas PI-1 y PI-6.

mayor parte del periodo, por debajo del 20%. Otros grupos como *Cyperaceae*, *Pinus*, *Poaceae* y *Quercus* presentan un incremento muy abrupto, pues los cuatro taxa duplican sus porcentajes y se vuelven los taxa dominantes del ensamble. Durante todo el periodo se observa variación de alta frecuencia en la composición de la comunidad.

Zona 6. De 17 a 8 ka

Cambios abruptos en la composición de la vegetación ocurren con mucha frecuencia durante este corto periodo de tiempo.

Sub-zona 6a. De 17 a 10.5 ka

Porcentajes altos, pero con alta variabilidad, de *Acacia*, *Amaranthaceae*, *Begonia*, *Celtis*, *Cyperaceae* y *Poaceae* caracterizan este periodo de tiempo. A pesar de esta variabilidad, es posible apreciar una evolución hacia las condiciones ambientales actuales.

Sub-zona 6b. De ~10.5 a 8 ka

La composición de la comunidad está dominada por taxa afines a ambientes tropicales como *Brosimum*, *Ficus*, *Hymenaea*, *Moraceae*, y *Trema*. Estos taxa llegan a representar, en episodios puntuales de este periodo de tiempo, hasta el 60, 30, 10, 800 y 10 % de la suma de polen, respectivamente. Algunos de los taxa más importantes de la zona 5 como *Asteraceae*, *Ambrosia*, *Pinus*, *Quercus* y *Myrica*, quedan casi completamente suprimidos en esta subzona.

Análisis numérico

En el análisis de correspondencia sin tendencia para evaluar la composición de las secuencias polínicas PI-1 y PI-6, los tres primeros ejes explican el 68 % de la varianza (DCA1, 0.33; DCA2, 0.25; DCA3, 0.11) y su longitud fue de 2.66, 2.61 y 1.63 desviaciones estándar (SD), respectivamente.

Tabla 4. Eigenvalues y longitudes de los tres primeros ejes del DCA.

	DCA1	DCA2	DCA3
Eigenvalues	0.33	0.25	0.11
Longitud del eje	2.66	2.61	1.63

En el eje 1, con puntajes mayores a 1, se agruparon taxa con afinidades tropicales como Moraceae, *Brosimum*, *Ficus*, *Bursera*, *Trema* y *Alchornea*. En este mismo eje, con puntajes menores a 1, se agruparon taxa con afinidades a ambientes templados como *Lindernia*, *Buxus*, *Myrsine*, *Pinus*, *Portulacaceae*, *Quercus* y *Alnus*. En el eje 2, los valores positivos están encabezados por taxa que pueden tener una alta tolerancia a condiciones de baja disponibilidad de humedad tales como *Amaranthaceae*, *Acacia*, *Poaceae*, *Cyperaceae* y *Asteraceae*. En los valores menores o iguales a cero de este eje, se agrupan taxa con menor grado de tolerancia a la baja disponibilidad hídrica como *Myrica*, *Alnus*, *Quercus* o *Myrtaceae*. En el eje 3, las especies están ordenadas en un gradiente que no es reconocible considerando la composición de las comunidades actuales.

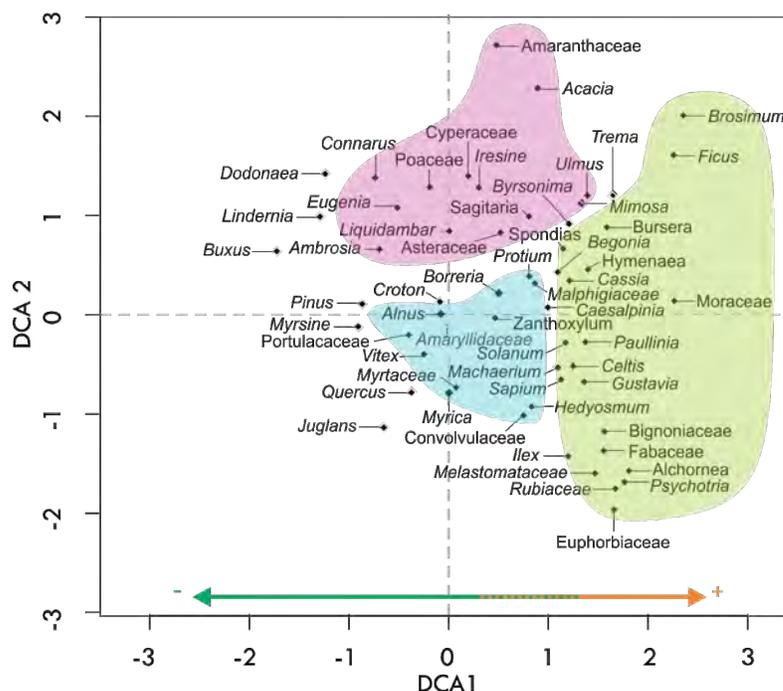


Figura 9. Ordenación de los taxa en los ejes 1 y 2 del análisis de correspondencia sin tendencia.

Graficados respecto a su posición estratigráfica (Fig. 11), en el eje 1, los puntajes se mantienen por debajo de uno la mayor parte del tiempo. Puntajes superiores a 1 se presentan sólo en cuatro episodios que, por su delimitación temporal, podrían corresponder con los episodios interglaciales. El primero ocurre entre ~250 y 225 ka, el segundo en ~135 ka, el tercero entre ~112 y ~105 ka y el cuarto entre ~15 y ~11 ka. Respecto al Eje 2, los puntajes se mantienen en promedio por debajo de cero, sólo son mayores en ~250 y ~130 ka y desde 60 ka hasta 11 ka.

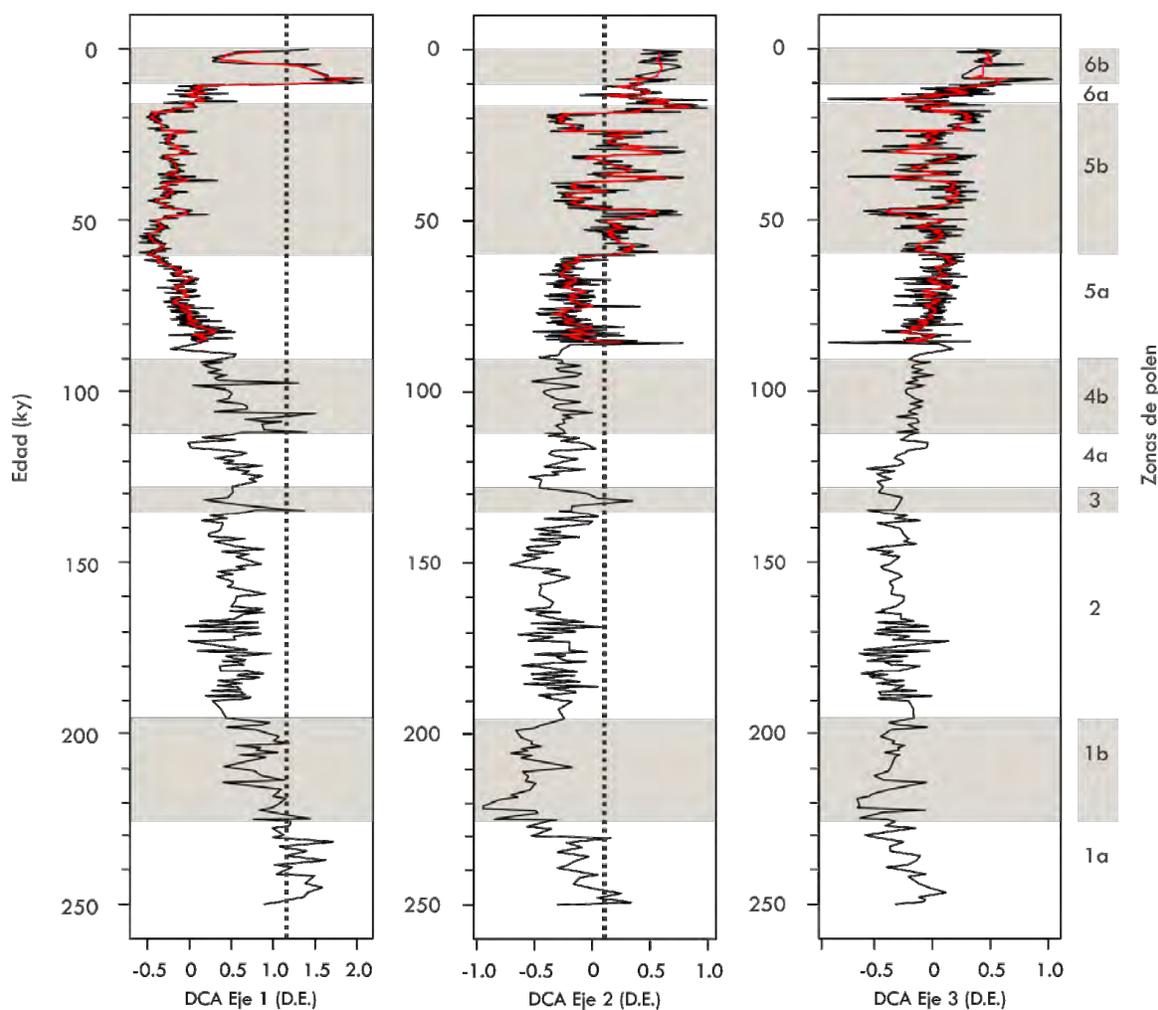


Figura 10. Cambio de los puntajes de los ejes 1 y 2 del análisis de correspondencia sin tendencia a través del tiempo.

Identificación de analogías entre comunidades fósiles y modernas

Cuando las distancias entre las muestras modernas se sometieron a la descomposición probabilística, la distribución total de los datos estuvo bien representada por las dos distribuciones normales derivadas (Fig. 11).

Tabla 5. Parámetros de las dos distribuciones normales que describen las distancias entre los ensambles de polen moderno.

	Similar	Disímil
Proporción (λ)	0.8	0.2
Media (μ)	128.1	322.1
SD (σ)	56.8	179.6

Las distancias mínimas de los fósiles respecto a lo moderno se graficaron en la escala temporal. Dados los parámetros de las dos distribuciones normales que describen las distancias entre ensamblajes de polen moderno (Tabla 3), se establecieron los límites del rango de analogía. Asimismo, también se graficó estratigráficamente la latitud y longitud a la que corresponde el análogo más probable. De acuerdo a los umbrales que definen las dos distribuciones normales, la mayor parte de los ensambles que conforman la secuencia tienen algún análogo en la vegetación moderna. Excepciones al respecto se identificaron en 0, 49, 39, 31, and 24 ka.

Estos resultados coinciden con aquellos derivados del primer análisis de la secuencia PI-6. A continuación, se describe, de lo más antiguo a lo más moderno los análogos más frecuentes en cada una de las zonas del espectro de polen.

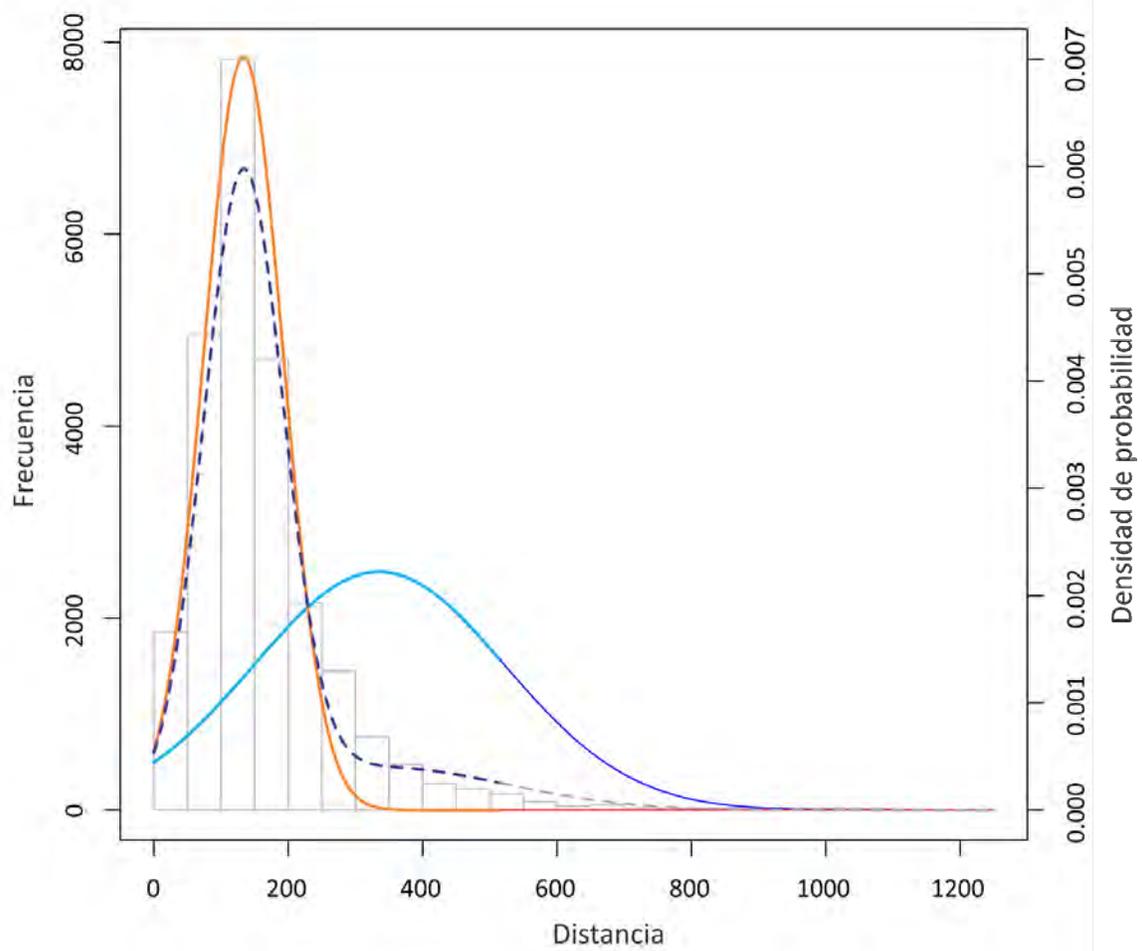


Figura 11. Modelo de mezcla de distancias Euclidianas entre ensamblajes de polen moderno. El histograma muestra la distribución de la frecuencia observada de distancias entre todas las muestras modernas, generalizada por una función de densidad de probabilidad (línea anaranjada). Las líneas azules representan funciones de densidad de probabilidad de distancias entre ensamblajes de polen análogos (línea sólida) y no análogos (línea punteada).

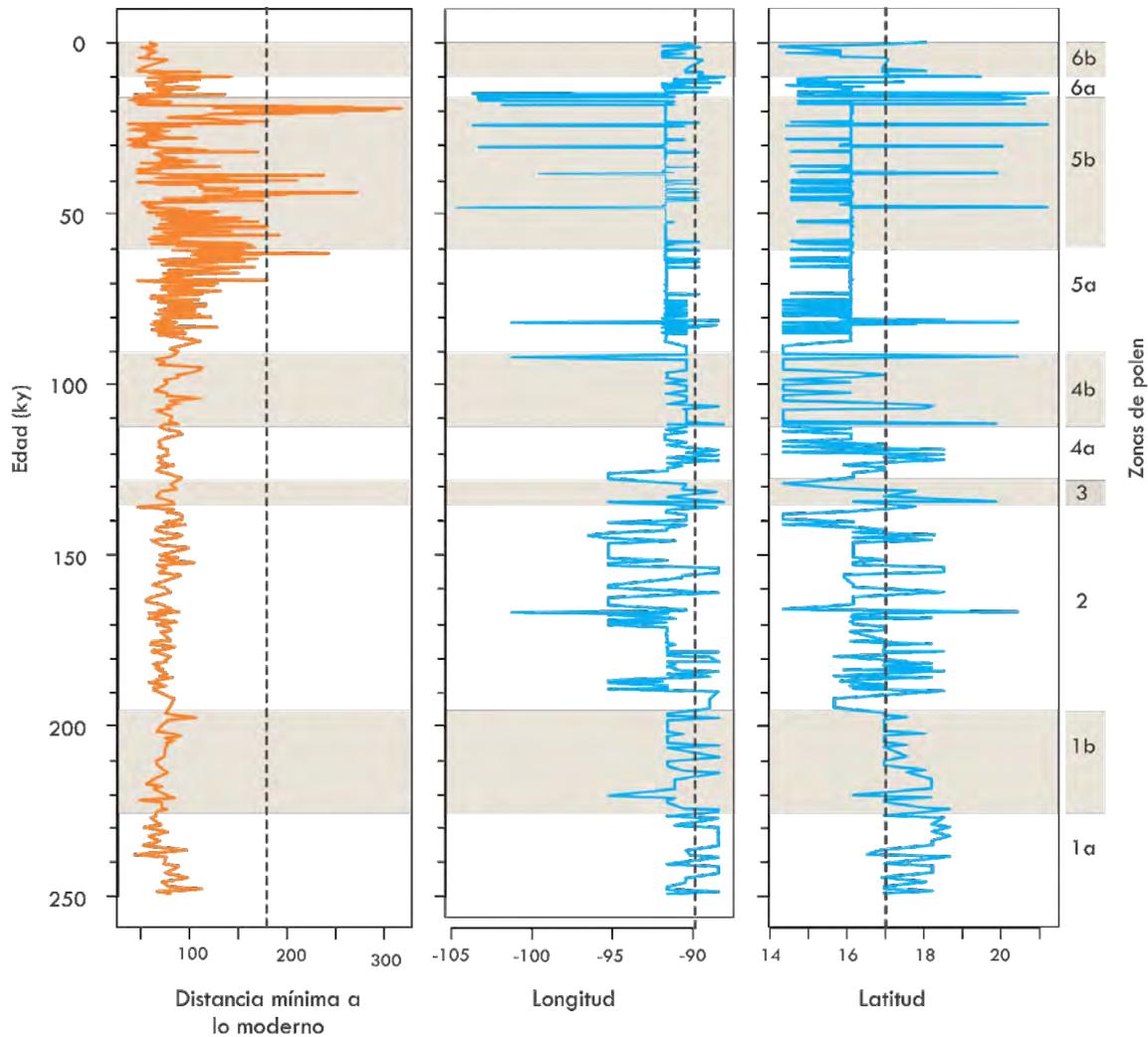


Figura 12. Distancia mínima a lo moderno de los ensambles que ocurren en el registro (línea anaranjada) y la ubicación (latitud y longitud) del sitio con la vegetación análoga más probable.

Zona 1. Los análogos más probables son comunidades de bosque tropical perennifolio que se encuentran en un área que va de los 16°50' y 18° 50' N y los 92° 15' y 88° 10' O. Durante el periodo que abarca la sub-zona 1a, el análogo más frecuente es el Bosque Tropical Perennifolio asociado a la Laguna Chantzip, en Chiapas. En la sub-zona 1b, el análogo más frecuente es el bosque tropical subcaducifolio aledaño a la Laguna Milagros, en Quintana Roo.

Zona 2. Los análogos se encuentran en un área geográfica amplia, que va de los 14° 05' a los 18° 50' N y 95° 05' y los 88° 10' O. A manera de gradiente, en la primera mitad de la zona son más frecuentes sitios análogos con vegetaciones de estacionalidad severa, siendo el más frecuente el bosque tropical caducifolio de Salina Cruz, Oaxaca. En la segunda mitad son más frecuentes los sitios análogos asociados a bosque templado, siendo el sitio más frecuente un bosque cálido-templado aledaño a la laguna El Pino, Guatemala.

Zona 3. En la sub-zona 3a, el sitio análogo es el bosque tropical perennifolio asociado a la Laguna de Chantzip, Chiapas.

Zona 4. Durante este periodo, la vegetación análoga más frecuente es aquella que actualmente está asociada a la laguna El Pino, en Guatemala. Sin embargo esta dominancia no es homogénea en toda la zona, pues en la sub-zona 4a, el bosque tropical perennifolio aledaño a la Laguna Nahá, Chiapas, se presenta como el segundo análogo más frecuente. En cambio, en la zona 4b, el bosque mesófilo de montaña asociado a las lagunas de Montebello compite por la dominancia del espectro, con el bosque de El Pino.

Zona 5. En este periodo de tiempo se identifican eventos puntuales en 81, 60, 49, 39, 31, y 24 ka, donde los ensambles del espectro polínico carecen de análogo moderno. En el resto del intervalo de tiempo, los análogos más frecuentes son, en términos generales, comunidades que actualmente están asociadas a climas fríos. Existen particulares importantes, pues la mayoría de los ensambles que conforman la sub-zona 5a tienen un análogo en los bosques de coníferas y mesófilos de montaña asociados a las lagunas de Montebello, mientras que en zona 5b el rango geográfico al que pertenecen las comunidades análogas es tan variable, que no es posible identificar la dominancia de un solo tipo de vegetación.

Zona 6. En el intervalo que abarca la zona 5 se identifican dos periodos sin análogos modernos en 17 y 10 ka. El resto del intervalo presenta algún análogo en la vegetación moderna. Conforme el espectro de polen se acerca hacia el presente, las comunidades vegetales análogas comienzan a ser las de sitios cercanos al lago Petén-Itzá.

5.4. Discusión

5.4.1 Los modelos cronológicos de las secuencias PI-1 y PI-6

Tal como se explica en la sección 3.1, el modelo de edad es imprescindible para examinar la señal del polen de un registro en relación con los potenciales forzamientos. La exactitud del modelo cronológico influirá directamente en la interpretación del registro fósil. Es imprescindible mencionar que el punto seleccionado de correlación entre las secuencias PI-1 y PI-6 es la presencia de la tefra LCY (85 ka) identificada en ambas secuencias, un criterio que ha sido positivamente evaluado previamente (Kutterolf et al., 2016; Mueller et al., 2010a), por lo que es razonable asumir que la secuencia PI-1 da continuidad al registro del núcleo PI-6. De hecho, en la zona de superposición, la abundancia y tendencia de los principales taxa es la misma para ambos registros (Figs. 7 y 8), lo que genera un espectro continuo en los patrones de las dinámicas de vegetación.

Las características del modelo de edad son diferentes para las secuencias PI-6 y PI-1. El primero de éstos está construido con 39 fechamientos de radiocarbono y la identificación de tres tefras (Correa-Metrio et al., 2012a; Mueller et al., 2010b). Así, con 42 puntos de anclaje, el modelo para PI-6 es un modelo sólido de resolución centenal. En contraste, la secuencia PI-1, al estar temporalmente fuera del alcance de las dataciones de radiocarbono, tiene una cronología construida mediante la identificación de cuatro tefras (Kutterolf et al., 2016; Mueller et al., 2010b). Sin embargo, la falta de

refinamiento de este modelo cronológico no lo invalida, pues si bien no permite correlaciones de alta precisión, sí brinda la posibilidad de situar temporalmente y a escala milenaria, los eventos observados en el registro sedimentario.

Es probable que la secuencia de PI-1 esté completa (de 250 a 85 ka) y el modelo de edad no diste mucho de la realidad, pues en las descripciones sedimentológicas sólo se detectaron inconsistencias en 85 ka (Fig. 6). Dada la profundidad a la que se encuentra el sitio de perforación, es factible que el núcleo PI-1 haya permanecido bajo el nivel del lago, aún durante eventos de sequía extrema (Correa-Metrio et al., 2012a; Hodell et al., 2006), lo que probablemente permitió una sedimentación continua. No obstante, dada la ubicación de las tefras, el modelo de edad es diferencialmente robusto para cada periodo; por ejemplo, dentro del periodo que corresponde al MIS7 hay dos tefras, mientras que dentro del periodo del MIS 5e no existen materiales datables (Kutterolf et al., 2016; Mueller et al., 2010b).

Las tasas de sedimentación calculadas para el núcleo PI-6 resultaron mayores que las de PI-1. Es improbable que esta diferencia se deba a un aporte diferencial de material sedimentario en ambos sitios, pues se encuentran a profundidades similares (71 y 65 m, respectivamente). En cambio, sí es posible atribuirlo a la compactación del sedimento. El núcleo PI-1 es alrededor de 23 m más largo que el núcleo PI-6, por lo que los sedimentos del primero han estado expuestos a una mayor presión por más tiempo. Un elemento que apoya esta explicación es el hecho que, de manera similar al núcleo PI-1, la parte inferior del núcleo PI-6 posee una tasa de sedimentación inferior a la parte superior.

5.4.2. Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA)

En esta investigación, el polen es la evidencia para reconstruir las dinámicas de las comunidades vegetales de la Península durante los últimos 250 ka. Sin embargo, la señal del polen y las esporas dista de ser perfecta, ya que factores pre y post deposicionales interfieren en las relaciones entre la abundancia de los taxa observada

en el registro fósil y las especies progenitoras (Bush and Rivera, 2001; Correa-Metrio et al., 2014a). Sin embargo, a pesar de su imperfección, el registro de polen es una herramienta válida y útil para identificar los patrones de la vegetación asociados a gradientes ambientales en diferentes escalas de espacio y tiempo (Bush, 1995, 1991; Correa-Metrio et al., 2011; Schüler et al., 2014).

El espectro de polen, por sí mismo, permite hacer inferencias sobre el tipo de vegetación de un espacio y tiempo determinado. Uno de los métodos más comunes para este propósito es identificar los cambios individuales de los taxa e interpretarlos bajo el principio del uniformitarismo Huttoniano (Sober 1991; Birks and Birks 2004). Sin embargo, este método se vuelve poco robusto en secuencias de larga escala temporal, como la del presente trabajo, en donde los cambios observados a nivel comunitario, emergen de la respuesta individual a conductores endogénicos y exogénicos que permutan en diferentes escalas de espacio y tiempo (Correa-Metrio et al. 2014; Birks 1986; Birks and Birks 2004; Willis and Birks 2006). Como contrapeso a la endeblez de las interpretaciones a la luz del uniformitarismo Huttoniano, varios métodos de la estadística multivariada permiten inferir muchos de los factores que conducen la composición comunitaria, y su importancia relativa, para reconstruir las etapas ambientales reflejadas por los proxies (Birks and Birks 2004; Caballero-Rodríguez et al. 2017).

El DCA produjo resultados que son consistentes con la naturaleza de los procesos involucrados en las dinámicas de la vegetación a escala glacial-interglacial. El primer aspecto a notar es la dispersión de la varianza, considerando que en un DCA los *eigenvalues* de cada eje representan la importancia relativa de éste (Correa-Metrio et al., 2014a). En congruencia con el enfoque sistémico para una secuencia polínica de larga temporalidad, esta dispersión implica que más de dos elementos conductores de diferente naturaleza (exogénicos o endogénicos) permutaron, a través del tiempo, su dominancia sobre las dinámicas de la vegetación (Correa-Metrio et al., 2014b; Williams et al., 2011). De hecho, la evidencia estadística derivada de los datos de polen de la secuencia PI-6 del Lago Petén-Itzá demuestran que si bien forzamientos ambientales

dominaron la estructuración comunitaria sobre los conductores estocásticos, uno o dos elementos por sí mismos no explican la totalidad de los cambios observados en la composición (Correa-Metrio et al., 2014b). Estas observaciones corroboran la noción de que la varianza temporal en la composición de las comunidades siempre estará asociada, en alguna medida, a un componente neutral (sensu Hubbell, 2006).

A pesar de la alta dispersión de la varianza en el DCA, fueron identificados gradientes ambientales de temperatura y disponibilidad de humedad actuando a través de los ejes 1 y 2, respectivamente. En el caso del eje 1, la ordenación observada corresponde con reportes para otros registros de regiones tropicales y del mismo sitio (Bush et al., 1990; Correa-Metrio et al., 2012a; Islebe et al., 1996; Mueller et al., 2010b; Paduano et al., 2003). Los taxa que se ordenan con puntajes mayores a 1 (*Alchornea*, *Brosimum*, *Ficus*, *Mimosa*, Moraceae, entre otras), actualmente pueden encontrarse en las regiones tropicales de México, principalmente aquellas con climas Am y Aw (Serrato et al. 2004; Correa-Metrio et al. 2012). Con puntajes menores a 1, se ordenan taxa primordialmente distribuidos en ambientes fríos o templados (*Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, *Ambrosia*, entre otras), regularmente arriba de los 1500 m s.n.m., donde el clima predominante es de tipo Cw (Miranda, 1958b; Rzedowski, 2006). En este mismo eje, Moraceae encabezó los puntajes positivos, por lo que se prestó particular atención a la presencia y abundancia de dicha familia para identificar periodos cálidos. De hecho, en otros registros paleoecológicos de la región, esta familia ha tenido una presencia bien delimitada temporalmente y una abundancia significativa durante los episodios climáticos cálidos (Anselmetti et al., 2006; Correa-Metrio et al., 2012a). Esta premisa ha sido confirmada por estudios de polen moderno (Correa-Metrio et al., 2011; Urrego et al., 2011; Weng et al., 2004).

Como era de esperarse, la ordenación estratigráfica de los puntajes del eje 1 permitió inferir que los tres interglaciales estuvieron fuertemente influenciados por la temperatura. Puntajes positivos sobre este eje sólo se presentaron entre ~250 y ~221ka, alrededor de 126 ka, entre ~112 y ~95 y entre 15 y 11 ka. De manera certera, el periodo más antiguo corresponde al MIS 7 y el último al Holoceno y de forma menos precisa

(por las características del modelo cronológico), el período entre ~112 y ~105 ka podría corresponder al MIS 5e.

En el caso del eje 2, el gradiente está definido por los taxa que no son de afinidad termófila o tropical, es decir taxa con puntajes menores a 1 en el primer eje. Dentro de este grupo, aquellos con puntajes positivos (*Amaranthaceae*, *Acacia*, *Bursera*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, entre otras), actualmente se distribuyen en ambientes cuya disponibilidad de humedad es variable o fluctuante a lo largo del año o bien, no tienen alta disponibilidad de humedad (tales como el Bosque tropical Caducifolio y Subcaducifolio). En contraste con esto, los taxa que se agrupan en los puntajes negativos (*Alnus*, *Quercus*, *Myrtaceae*, *Myrica*, entre otros), se distribuyen en ambientes donde la escasez de humedad no es tan severa (tales como el Bosque Mesófilo de Montaña y el Bosque de Coníferas). Respecto a esta interpretación del eje 2, varios trabajos previos han demostrado que la humedad es la segunda variable más importante en registros del último ciclo glacial-interglacial en esta región tropical (Bush et al., 1990; Correa-Metrio et al., 2012a; Islebe et al., 1996). Cuando los puntajes de este eje son representados de manera estratigráfica, se observa que los dos periodos glaciales están influenciados por las condiciones de estacionalidad, mientras el MIS 6 parece estar asociado a una mayor disponibilidad de humedad con variaciones graduales de magnitud pequeña, en el último periodo glacial se infiere una menor disponibilidad de humedad con patrones altamente variables.

Es necesario señalar que, a pesar de que en los ejes 1 y 2 la mayoría de los taxa se posicionaron de acuerdo a sus preferencias térmicas actuales, este no fue el caso de todos. Algunos taxa se ordenaron en una posición del gradiente que no guarda relación con su distribución ambiental actual. Sin embargo, para la interpretación de estos últimos se dio prioridad a su posición en el gradiente representado por el DCA, que a la distribución biogeográfica actual. Esto basado en el hecho de que no todas las combinaciones posibles de los elementos climáticos ocurren al mismo tiempo, por lo que la distribución moderna de las especies sólo expresa una parte de su nicho ecológico (Williams y Jackson, 2007). Un hecho que respalda esta apreciación es que el

análisis estadístico de los datos se realizó *a priori*, por lo que puede considerarse que la ordenación refleja el comportamiento real de los taxa en el sitio y momento particulares. Sin embargo, algo aún más relevante es que, si bien algunos taxa pueden proporcionar información valiosa sobre el ambiente de manera individual, la mayor solidez de la interpretación proviene de la consideración de la presencia y abundancia del conjunto de taxa que coexisten en un momento particular. Adicionalmente, la señal provista por el polen dista de ser perfecta, pues la complejidad de la identificación taxonómica deriva en diagramas de polen contruidos con varios taxa identificados a nivel de género o familia. Las identificaciones a este nivel limitan la precisión de las comparaciones entre las comunidades en un DCA y complican la interpretación climática. Sin embargo, se ha demostrado que a pesar de que la señal polínica es imperfecta, el re-escalamiento tridimensional a través del DCA, proporciona un método útil y válido para derivar el espacio ecológico reflejado por la secuencia de polen fósil (interpretado complementariamente por la señal a nivel taxón) (Correa-Metrio et al., 2014a). Si bien una mayor resolución taxonómica puede brindar detalles de las dinámicas observadas, en un secuencia larga como la del presente estudio, los objetivos comúnmente están asociados al reconocimiento de tendencias generales.

5.4.3. La vegetación de la península de Yucatán durante los últimos 250 ka

Esta sección se divide en dos partes. En un primer apartado, a la luz del espectro de polen y los análisis numéricos, se reconstruyen las dinámicas de la vegetación y los cambios ambientales que caracterizaron la Península de Yucatán en cada uno de los tres interglaciales y los dos glaciales que abarca el registro. En la segunda parte, las dinámicas reconstruidas se comparan con registros de otras latitudes para situar los cambios ambientales de Centroamérica en el contexto regional y global.

El Penúltimo Interglacial (Estadio Isotópico Marino 7)

El Estadio Isotópico Marino 7, o MIS-7 por sus siglas en Inglés, situado entre 245 y 195 ka (Augustin et al. 2004; Jouzel et al. 2007; Elderfield et al. 2010; Lisiecki y Raymo 2005), corresponde temporalmente con la zona 1 del espectro polínico del Lago Petén-Itzá (Fig. 7). Considerando los estudios florísticos de la vegetación tropical moderna (Fernández-Carnevali et al., 2012; González-Castañeda et al., 2010), es posible considerar que los ensambles fósiles de este periodo de tiempo, estuvieron conformados por taxa con especies parentales de fenotipos predominantemente arbóreos (e.g. *Ficus*, *Brosimum*, *Spondias*, Bignoniaceae). Estos taxa presentan en la región de estudio, en general, una distribución actual asociada a una disponibilidad de humedad relativamente alta y con temperaturas similares a las registradas para zonas tropicales. La dominancia de Moraceae, con porcentajes de hasta 160 % (Fig. 7), durante todo el periodo, ejemplifica bien esta tendencia. Los patrones que presenta la vegetación sugieren una variabilidad ambiental alta. A este atributo del espectro se suma la ocurrencia, a través de todo el intervalo, de puntajes positivos en el eje 1 del DCA (Fig. 10). Así, ambas evidencias permiten reconstruir el MIS 7 en la Península de Yucatán, como un periodo cálido y húmedo, marcado por la ocurrencia de varios cambios abruptos. Es altamente probable que bosques tropicales con estratos arbóreos altos, como los que actualmente se distribuyen en la frontera sur de Tabasco, México y las tierras bajas de Guatemala, caracterizaron el paisaje de las tierras bajas del sur de la península durante este interglacial.

Aunque todo el MIS 7 en la península se caracterizó en términos generales por una vegetación tropical arbórea, es posible diferenciar dos etapas con base en la estructura del bosque (subzonas 1a y 1b en el diagrama de polen). En sub-zona 1a, Moraceae como familia y en particular el género *Ficus*, dominan el espectro junto con algunos otros taxa arbóreos como *Bumelia* y *Pouteria* (Carranza-González 2005), pertenecientes a la familia Sapotaceae y el género *Alchornea*, que posee algunas especies de árboles tropicales importantes en la Península (e.g. *Alchornea latifolia*) (Pennington

2005; Aquino-Ramírez et al. 2015). En contraste con esto, en la sub-zona 1b, la abundancia de estas familias disminuye para dar lugar al incremento de taxa como *Bursera*, *Eugenia* y *Caesalpinia* que pueden encontrarse en asociación en el Bosque Tropical Caducifolio, Subcaducifolio o Subperennifolio (Rzedowski 2006; Arellano-Rodríguez et al. 2003). Con base en esta evidencia, se puede inferir que el periodo más antiguo del MIS 7 estuvo representado por condiciones de alta temperatura y disponibilidad de humedad en la Península de Yucatán, y que estas condiciones fueron tornándose inestables a medida que se aproximaba la inceptión del periodo glacial.

Los resultados del análisis de distancia mínima a lo moderno apuntan en la misma dirección. En la sub-zona 1a, los análogos fueron bosques perennifolios, cercanos al Lago Petén-Itzá, el más frecuente fue el bosque aledaño a la Laguna de Chantzip, en Chiapas (INEGI 2016), mientras que en la sub-zona 1b, los análogos más frecuentes son los bosques estacionales del norte de la Península (INEGI 2016a; INEGI 2016b; Stefano et al. 2018). Dos líneas de evidencia adicionales confirman la interpretación de la disminución de temperatura y el incremento en la variabilidad de la disponibilidad de humedad entre las zonas 1a y 1b. Por un lado, la tendencia decreciente de los puntajes en el eje 1 del DCA, confirman la disminución de la temperatura. La relación inversa entre *Quercus* y *Moraceae*, podría confirmar la disminución de disponibilidad de humedad, pues en este contexto, el reemplazo de *Moraceae* como un taxa sobreproductor de polen, por especies que producen menos polen, habrían permitido una representación sustancial de *Quercus*.

El Penúltimo Periodo Glacial (Estadío Isotópico Marino

6)

Antes de profundizar en la interpretación del espectro polínico respecto al Estadío Isotópico Marino 6, o MIS 6 por sus siglas en Inglés, situado cronológicamente entre 190 y ~130 ka (Augustin et al. 2004; Jouzel et al. 2007; Elderfield et al. 2010; Lisiecki and

Raymo 2005), es necesario hacer un paréntesis para aclarar la situación cronológica de este intervalo en la escala temporal del registro de Petén-Itzá. Dentro de la secuencia PI-1, la presencia de la tefra L, de 191 ka, brinda un alto grado de certeza cronológica con respecto a la inceptión de dicho periodo. Sin embargo, la situación es distinta para su terminación, pues ninguna de las tefras identificadas en la secuencia permite delimitarlo de forma absoluta. En lugar de ello, el final del MIS 6 en el registro de Petén-Itzá, es inferido a través de su interpolación dentro del modelo cronológico construido en el presente trabajo. Así, el final el MIS 6 está asociado a la zona 2 del registro polínico de Petén-Itzá. Esta aclaración cobra especial relevancia para la discusión de la transición entre el MIS 6 y el MIS 5.

En la parte inicial de la Zona 2 (entre ~195 y 190 ka), un incremento en la abundancia de *Pinus* marca el inicio del periodo glacial (Figs. 7 y 8). Estos valores se mantuvieron durante todo el periodo en combinación con otros taxa también afines a ambientes templados como *Quercus*, *Alnus*, *Myrica* y *Ambrosia*. Durante todo período que corresponde al MIS6, los taxa tropicales presentaron proporciones bajas con respecto al interglacial, pero sin desaparecer por completo. Particularmente, es notable la persistencia de Fabaceae, una familia de amplia distribución geográfica, representada en la zona por los géneros *Caesalpinia* y *Mimosa*, cuyas especies pueden presentar formas de crecimiento tanto arbustivas, como herbáceas o arbóreas (Ulibarri 2008; Grether et al. 1996). Adicionalmente, los puntajes del eje 2 del DCA fueron menores a 1 a través de todo el intervalo. Estas evidencias permiten inferir que, después del MIS7, en la Península de Yucatán, ocurrió una disminución importante de temperatura y humedad con respecto al interglacial, que propició una reestructuración de la comunidad vegetal que se mantuvo durante todo el MIS6. Dentro de esta generalidad que describe al MIS 6, como un periodo más frío y seco que el interglacial que le precede, se puede identificar una tendencia progresiva de la temperatura hacia condiciones cada vez más frías.

En la parte inicial del glacial, de ~195 a 160 ka, los ensambles de polen están dominados por Cyperaceae *Pinus* y Poaceae. La alta fluctuación de los porcentajes de

estos taxa durante este periodo sugiere una variabilidad ambiental persistente. Como una particularidad notable, este intervalo presenta una alta abundancia de algas dulceacuícolas (*Aulacoseira* y *Botryococcus*). Estas características permiten inferir que en la Península de Yucatán, durante el inicio del MIS 6, se presentaron temperaturas menores a las que habían persistido en el interglacial previo. En términos de la disponibilidad de humedad, ésta fue altamente fluctuante, lo cual derivó en oscilaciones en el nivel del lago que propiciaron las condiciones apropiadas para la proliferación de microalgas. Estas condiciones fueron cambiando gradualmente hacia la segunda etapa del MIS 6, de ~160 a ~137 ka, en donde las microalgas desaparecen del espectro y los porcentajes de Cyperaceae y Poaceae decrecen para dar lugar al incremento de *Pinus*, Melastomataceae y *Celtis*. Estos cambios sugieren la estabilización de los niveles del lago y una disminución aún mayor de la temperatura.

El análisis de distancia mínima a lo moderno confirma la transformación progresiva antes descrita. En la etapa inicial del MIS 6, entre ~195 y ~160 ka, los análogos más frecuentes fueron bosques tropicales estacionales, específicamente como los que hoy ocupan las cuencas de a las lagunas de Salto Grande, en Campeche y Salina Cruz, en Oaxaca. La vegetación del primer sitio está clasificada como una combinación de bosque tropical subperennifolio (selva mediana subperennifolia, de acuerdo a Miranda, 1958) con pastizal inducido, mientras que la segunda se clasifica como bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia con sabana en las pendientes o cimas con suelo poco desarrollado (INEGI 2016b; INEGI 2016a; Pérez-García et al. 2001). Este contraste ambiental de los análogos confirma la inestabilidad en la disponibilidad de humedad inferida para el comienzo del periodo glacial.

Durante la segunda etapa del MIS 6, entre ~160 a ~137 ka, predominaron como análogos los bosques mesófilos de montaña asociados a las lagunas de Yalaluch, Pojoj y Montebello, en Chiapas, y al bosque mixto aledaños a la laguna de El Pino, en Guatemala (Castro-Escobar y De León-Barrios, 2003; INEGI, 2016c).

El último periodo interglacial (Estadio Isotópico Marino 5e)

En la secuencia PI-1, el último periodo interglacial o MIS 5e, datado entre 137 y 125 ka en los registros de hielo (Jouzel et al. 2007; Past Interglacials Working Group of PAGES 2016; Augustin et al. 2004), no existe ningún material datable que brinde certeza cronológica a este periodo. Para establecer la inceptión y terminación del MIS5e en la secuencia PI-1, esta se interpoló dentro del modelo cronológico aquí construido (Fig. 6). Dentro de este marco, el MIS5e se encuentra representado por la zona 3 de la secuencia PI-1. Así, el MIS 5e estaría definido como un cambio abrupto de las condiciones que habían prevalecido durante el MIS 6, hacia un ambiente cálido y húmedo de corta duración (Figs. 7 y 10).

En la zona 3 ocurren puntajes mayores a 1 en el eje 1 del DCA y altos porcentajes de Moraceae, lo que permite caracterizarlo como un periodo cálido-húmedo. Sin embargo, es probable que este cambio no fuera tan drástico como para propiciar el reemplazo completo de los taxa de afinidad templada, pues en el espectro polínico coexisten tanto taxa termófilos (Ficus y Moraceae) como taxa de afinidad templada (Pinus, Quercus y Myrica). Este periodo fue de muy corta duración, pues casi inmediatamente después de su inceptión, Moraceae disminuye junto con otros taxa que habían mantenido una abundancia constante como Celtis, Melastomataceae y Pinus. De acuerdo al análisis de análogos modernos, durante el pico cálido de la zona 3, el análogo más probable es el bosque tropical perennifolio aledaño a la Laguna de Chantzip, en Chiapas.

El último periodo glacial (Estadíos Isotópicos Marinos 5, 4, 3 y 2)

El último periodo glacial, posicionado cronológicamente entre 125 ka y ~11700 años en los registros de hielo, corresponde temporalmente con las zonas 4a, 4b, 5a, 5b y 6a del

espectro de polen de Petén-Itzá. Este periodo, en la secuencia PI-1 posee diferentes grados de certeza cronológica, pues entre 125 y 85 ka, está asociado al modelo cronológico de la secuencia PI-1, mientras que entre 85 y 11700 ka está ligado al modelo de la secuencia PI-6 (Correa-Metrio et al., 2014b, 2012a, 2012b). En este contexto cronológico, el momento de inicio del último periodo glacial en la secuencia PI-1 es poco claro, mientras que el momento de terminación posee un alto grado de certeza cronológica.

En la primera parte del periodo glacial, asociada a la zona 4a del espectro polínico, la composición de la vegetación es similar a aquella que caracterizó las comunidades del inicio del MIS6, lo que sugiere el predominio de condiciones de inestabilidad climática. Esta inestabilidad es confirmada por el análisis de análogos modernos, pues los análogos más probables son dos comunidades contrastantes, alterna el bosque Mixto, asociado a la Laguna El Pino, en Guatemala, con el bosque tropical perennifolio asociado a la Laguna de Nahá en Chiapas, siendo más frecuente la ocurrencia del primer ensamble que del segundo. La vegetación de ambos sitios se caracteriza por ser una combinación de bosque tropical subperennifolio con vegetación templada. Sin embargo, mientras en Nahá predomina el bosque tropical, y sólo en las partes altas se observan parches de vegetación templada, en la laguna El pino es predominante la vegetación templada, que coexiste con taxa del bosque tropical.

La segunda etapa del periodo glacial, zona 4b, el incremento en los porcentajes de Moraceae y en particular de Ficus, sugiere el incremento de la temperatura, esto se apoya por la ocurrencia de puntajes positivos en el eje 1 del DCA, sin embargo, este cambio no parece ser de una magnitud suficiente para propiciar el reemplazo completo de la comunidad, no parecen haber incrementado las condiciones en la disponibilidad de humedad, pues los puntajes del eje 2 del DCA permanecen por debajo de durante este periodo, el análisis de análogos modernos revela que las condiciones ambientales fueron relativamente similares a las de la zona 4a, pues los análogos más probables fueron también el bosque Mixto, asociado a la laguna El Pino, en Guatemala, con el bosque tropical perennifolio asociado a la laguna de Nahá en Chiapas, siendo esta

vez, más frecuente la ocurrencia del segundo ensamble que del primero.

En la tercera etapa del periodo glacial, asociada a la zona 5a del espectro polínico, la supresión de los taxa tropicales y la creciente abundancia de *Pinus*, *Quercus* y *Poaceae*, indican el cambio hacia condiciones frías y secas. El cambio en la tendencia de los puntajes en el eje 1 del DCA hacia valores negativos apoya esta interpretación. En este mismo sentido, el análisis de distancia mínima a lo moderno revela como a análogos más frecuentes de este periodo a los bosques templados (bosque mesófilos de montaña y bosque de Pino-Encino) aledaños a las lagunas de Montebello. Los análogos donde hay una mezcla de vegetación tropical y templada como los bosques de la Laguna El Pino o Naha, no vuelven a aparecer en el espectro.

En la cuarta etapa del periodo glacial, asociada a la subzona 5b del espectro polínico, la vegetación parece sufrir el cambio más drástico de la secuencia. Justo en 60 ka se observa un inusitado cambio en la composición polínica. Taxa como *Celtis* y *Melastomataceae*, que habían persistido con una abundancia relativamente estable (Fig. 9), sufren una dramática disminución que los lleva a estar apenas representados en el registro. El género *Quercus* presenta una tendencia similar, pero la disminución de su abundancia no es tan dramática como la de los taxa antes mencionados. En contraparte, *Pinus*, *Poaceae* y *Cyperaceae* incrementan su presencia en una magnitud casi 300 % mayor a la que habían mantenido durante los periodos anteriores. Estas características en conjunto con la ocurrencia de puntajes negativos en el eje 1 del DCA, permiten inferir la inceptión de un periodo caracterizado por un ambiente extremadamente frío. Superpuesta a esta trayectoria de largo plazo, es posible observar varios calentamientos abruptos, a modo de pulso, de $\sim 0.5-1^{\circ}\text{C}$, que coinciden con los interestadiales registrados en Groenlandia y que fueron seguidos por un enfriamiento gradual paralelo a la precesión de los estadales en este sitio.

El análisis de distancia mínima a lo moderno indica que la mayor parte de este periodo glacial la vegetación de la península estuvo compuesta por bosques templados como los asociados a las Lagunas de Montebello. Sin embargo, los pulsos cálidos que se registran carecen de análogo moderno, pero su composición sugiere que fueron pulsos

de extrema sequía.

El último glacial máximo y el actual interglacial

Con un alto grado de certeza cronológica, es posible decir que el actual interglacial está asociado a la zona 6 del espectro polínico. La transición del último glacial máximo al actual interglacial ocurrió en dos etapas que se asocian a las subzonas 6a y 6b.

La composición polínica de la zona presenta variabilidad de alta frecuencia. En la medición de distancia mínima de cuadrados, los valores obtenidos son altos, indicando la ausencia de análogos modernos. A pesar de esta variabilidad, es posible apreciar una evolución hacia la que ocurre en dos etapas. El primer calentamiento es de 3 °C y se observa entre ~15.5 y 13.5 ka. Este fue seguido de una regresión abrupta en la temperatura que disminuyó 2 °C. Después de este episodio de enfriamiento abrupto, un segundo incremento de la temperatura inicia en 12 ky y persiste hasta 10 ka, cuando alcanza los valores promedio actuales de 20-24 °C.

5.4.4. Los dos últimos glaciales y los tres interglaciales en la Península de Yucatán en el contexto de los cambios climáticos regionales y globales

Las descripciones de las características de la vegetación durante los dos glaciales y los tres interglaciales, brindan las bases para comparar el registro de Petén-Itzá con diferentes registros regionales y globales. La comparación permite identificar o establecer cualquier alineación o conexión entre paleoarchivos de diferentes localizaciones geográficas. A continuación esta comparación se presenta utilizando como punto de partida la información disponible para latitudes altas, en donde se encuentra mejor documentado el Pleistoceno tardío.

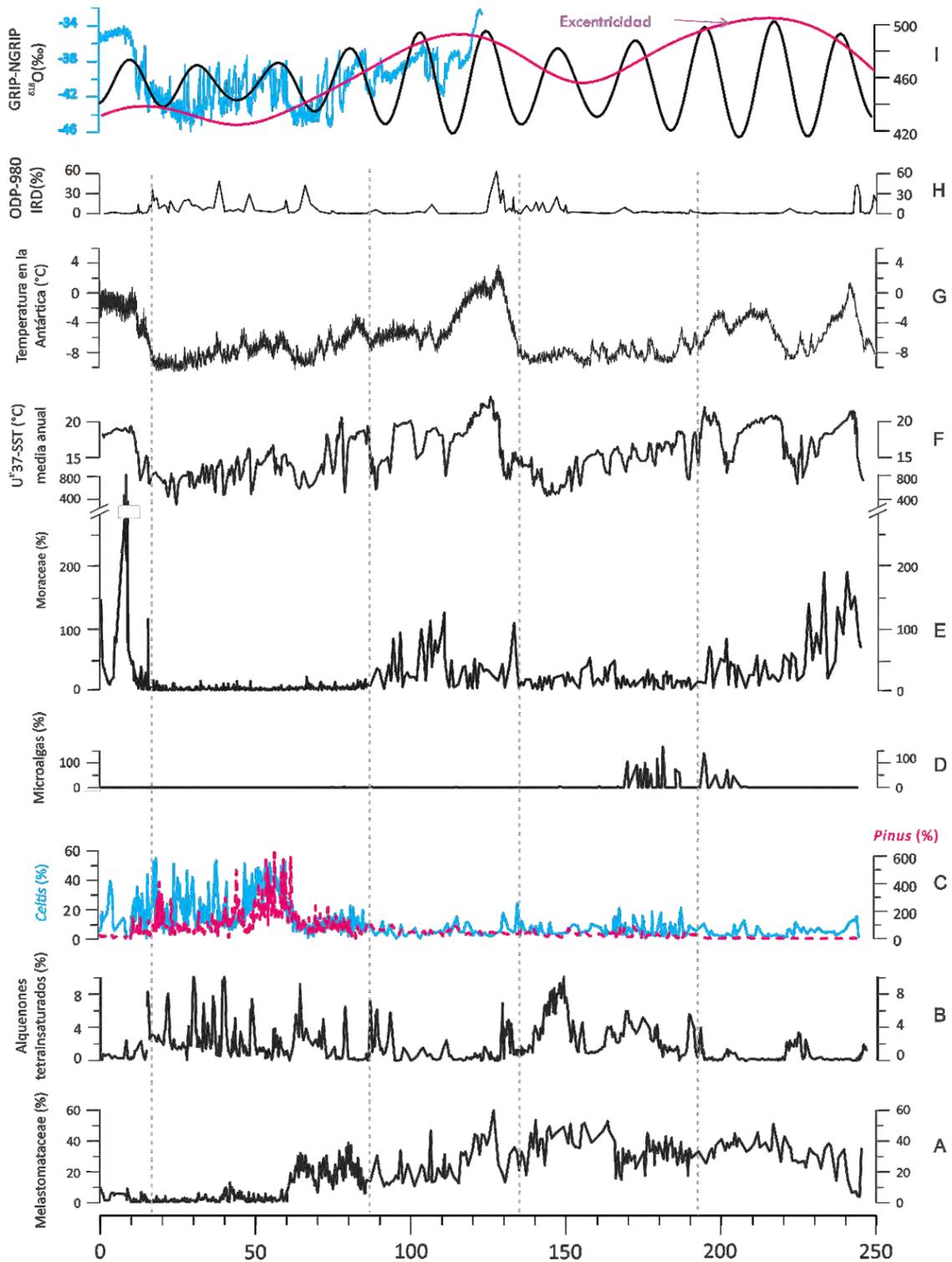


Figura 13. Registros paleoambientales de los dos últimos ciclos glacial-interglacial. (A) Abundancia de Melastomataceae en el registro palinológico de Petén-Itzá (Correa-Metrio et al., 2012a). (B) Proporción relativa de alquenones tetraunsaturados

Los periodos glaciales

Los registros de latitudes altas han brindado información sobre las variaciones de escala milenaria y sub-milenaria que caracterizaron el último periodo glacial en el Hemisferio Norte (Andersen et al., 2004; Margari et al., 2010; Tzedakis et al., 2003). Se sabe que el patrón de variabilidad fue similar al de los ciclos glacial-interglacial, pero con cambios de magnitud significativamente menores (denominado “en forma de sierra”); superpuesta a esta tendencia también se identifica un patrón de cambios abruptos asociados a descargas de hielo en el Atlántico Norte (Fig. 13) (Andersen et al., 2004; Hemming, 2004). Sin embargo, el caso del MIS 6 es diferente, pues dada la poca resolución de los datos marinos (Martrat et al., 2007) y la deformación basal de los núcleos de hielo de Groenlandia (Andersen et al., 2004; Grootes et al., 1993), se conoce muy poco sobre la historia climática de este periodo. Unos cuantos registros marinos y de polen permiten reconstruir el MIS 6 como un periodo glacial significativamente menos frío que el último periodo y con un patrón similar a la variabilidad de fondo del último glacial (en forma de sierra) (Calvo et al., 2001; Margari et al., 2010; Martrat et al., 2004). En el trópico ambos glaciales sólo han sido descritos como periodos muy fríos, con escasa vegetación en Los Andes centrales (Gosling et al., 2008; Hanselman et al., 2011) y con comunidades de páramo y páramo-pastizal en los Andes del norte (Bogotá-A et al., 2011). En ambos registros es evidente la ocurrencia de cambios abruptos durante el último glacial. De mejorar las cronologías de ambos sitios, estos cambios podrían correlacionarse con eventos Dansgaard-Oeschger y eventos Heinrich.

Similar a otros registros del Hemisferio Norte, en la Península de Yucatán el MIS 6 se registró como un periodo con un clima mucho menos severo que el último glacial. Además, si bien presentó gran variabilidad ambiental, los cambios no fueron tan abruptos ni tan frecuentes como aquellos que caracterizaron el último glacial entre el MIS 4 y el MIS 2. En el contexto global, los cambios abruptos observados durante el último glacial tienen correlación directa con cambios en altas latitudes (eventos Heinrich) (Correa-Metrio et al., 2012a), mientras que esto no ocurre con los del MIS 6

(no se observa un patrón en forma de sierra). Sin embargo, la falta de correlación directa no implica ausencia de asociación, pues el periodo más antiguo del MIS 6 en la Península de Yucatán (de ~195 a ~160 ka), zona con un clima severamente estacional (vegetación caducifolia, variaciones en el nivel del lago), coincide en tiempo con un periodo donde la excentricidad de la órbita es grande, y la cantidad de insolación es alta, similar a la de un interglacial (Fig. 13) (Berger and Loutre, 1991; Margari et al., 2010). En este mismo sentido, el MIS6 tardío en la Península de Yucatán (de 160 a 137 ka), zona en donde se registra un gran decrecimiento en la temperatura que permite la expansión de bosques de coníferas, coincide con la disminución en la excentricidad orbital y en la cantidad de insolación en latitudes altas (Fig. 13). De hecho, durante este periodo se registra el volumen de hielo más alto en mantos glaciares durante los 250 ka del registro. En cambio, el último periodo glacial está asociado a una excentricidad de órbita mínima y a niveles de insolación bajos.

En estas asociaciones entre el sistema climático tropical y el de altas latitudes, los cambios abruptos del último glacial permiten explorar los mecanismos que impulsaron los patrones de ambos glaciares. Un cambio abrupto requiere un detonador, un amplificador, una fuente de persistencia y un globalizador (Alley et al., 2003). En la Península de Yucatán durante los glaciares, los cambios abruptos parecen estar derivar de una baja excentricidad de la órbita en la siguiente forma: Del MIS 4 al MIS 2, es posible que la falta de contraste estacional a largo plazo incrementara el volumen y la importancia del hielo polar y continental en el sistema climático, lo que propiciaría que el gradiente norte-sur fuera muy pronunciado y condiciones climáticas polares pudieran llegar frecuentemente a las zonas tropicales. Como revelan algunos modelos, en el Atlántico Norte el calentamiento solar diferencial entre latitudes altas y bajas tiende a acelerar las aguas superficiales hacia el polo, mientras que la entrada de agua dulce a altas latitudes, junto con la evaporación de baja latitud, tienden a restringir este flujo. En este escenario, en respuesta a pequeños cambios en el ciclo hidrológico, la circulación meridional del Atlántico y la formación de aguas profundas del Atlántico Norte habría contribuido a mantener cambios climáticos rápidos durante

la última glaciación (Clark et al., 2002; Martrat et al., 2004; Rahmstorf, 2002).

Los interglaciales

Los registros de altas latitudes coinciden y muestran un patrón común que sitúa al MIS 7 como un interglacial con características que lo distinguen de los demás. En primer lugar, a pesar de presentar el valor máximo en la cantidad de insolación de los últimos 900 ka, el MIS 7 es el menos cálido de los últimos cuatro interglaciales. En segundo lugar, no fue constituido como un simple pico termal, en su lugar se compuso de dos eventos fuertes de calentamiento y uno más débil (interestadales 7.1, 7.3 y 7.5) (Jouzel et al., 2007; Roucoux et al., 2008; Shackleton, 2000; Tzedakis et al., 2004). Además, se desarrolló a partir de un glacial (MIS 8) cuyas condiciones no fueron tan extremas como las de otros glaciales como los MIS 10, 6 o 2.

Respecto a las latitudes bajas, dos registros de tierras altas y el registro de Petén-Itzá en las tierras bajas, permiten explorar, de manera preliminar, aunque compleja, la forma en la que se desarrolló el penúltimo interglacial entre estas áreas que difieren en altitud, y en consecuencia, la vegetación que presentan. El registro de Petén-Itzá proviene de una altitud de 110 m s.n.m., donde predomina el bosque tropical, mientras el registro del Lago Fúquene, en Colombia, se localiza a 2550 m (Bogotá-A et al., 2011; Hooghiemstra and Van der Hammen, 2004), donde se indica la presencia del bosque andino, en tanto que en el lago Titicaca, en Perú, a 3810 m de altitud., ecosistema donde predominamás importante es la puna (Gosling et al., 2008; Hanselman et al., 2011). Además, las cronologías de los tres sitios fueron establecidas con distintos métodos y supuestos. Por esta razón, la comparación sólo puede ser hecha en términos de los patrones de vegetación que se observan y los ambientes que estos reflejan, de manera general.

Estudios previos se han sugerido que durante MIS 7 el clima en las cuencas de los lagos Titicaca y Fúquene fueron cálidas. Sin embargo, estas localidades estuvieron en antifase en términos de la disponibilidad de humedad: mientras en las montañas de

Colombia predominaron condiciones húmedas, en los valles andinos de Perú y Bolivia las condiciones fueron secas (Gosling et al., 2008; Hanselman et al., 2011, 2005). La variabilidad en menor escala temporal revela un patrón común entre los dos registros, mismo que también se observa en el registro de Petén-Itzá. En los tres sitios, el MIS 7 se aprecia como un periodo de inestabilidad climática con cambios de alta frecuencia (periodos de calentamiento interrumpidos por enfriamientos abruptos, predominando en tiempo los picos cálidos) e inestabilidad en la disponibilidad de humedad. En los registros de Titicaca (Hanselman et al., 2011) y Petén-Itzá, el interglacial ocurre en dos etapas climáticas (zonas 1a y 1b en el registro de Petén-Itzá y zonas LT 6 y LT 7 en el registro de Titicaca), separadas por una interrupción abrupta, todas ellas altamente variables en cualquier caso. La irrupción climática que divide el MIS7 en dos etapas en los registros de áreas tropicales ocurre entre ~230 y ~225 ka, en el registro de Fúquene (Bogotá-A et al., 2011) y de Petén-Itza, lo que implica sincronía con el estadal 7.4, registrado en latitudes altas (Augustin et al., 2004; Jouzel et al., 2007; Parrenin et al., 2007; Roucoux et al., 2008; Tzedakis et al., 2003). En los registros de estos últimos, el enfriamiento 7.4 es una regresión climática que conduce al clima a condiciones glaciales poco después de haber comenzado el interglacial (volúmenes de hielo similares a los de un periodo glacial). En el registro de Petén-Itzá este cambio es igual de radical, pues los patrones de vegetación reflejan un cambio drástico en la disponibilidad de humedad después del evento 7.4. Por otro lado, los cambios observados dentro de cada una de las dos etapas, no coinciden entre los tres registros, por lo que es probable que estén derivados del sistema climático regional, como un eco al impulso inicial generado en latitudes septentrionales y que define el estado predominante del sistema.

Respecto al último interglacial (MIS 5e), en latitudes altas existe controversia. Algunos registros sugieren que fue un período prolongado de condiciones ambientales cálidas casi tan estable como el Holoceno (Kukla, 1997; McManus et al., 2002). Por el contrario, otros registros indican que el MIS5 fue un periodo de inestabilidad climática que comenzó abruptamente y alcanzó su máximo en solo 10 mil años y entonces,

después de una disminución abrupta en la temperatura, comenzaron las condiciones glaciales (Chappellaz et al., 1997; GRIP, 1993; Jouzel et al., 2007; Tzedakis, 2003). De acuerdo a estos registros, es probable que el pico de temperatura del último interglacial, haya sido 2°C más caliente que el presente (Jouzel et al., 2007; Lorius et al., 1985; Petit et al., 1999). Algunos otros registros marinos y continentales, han revelado la ocurrencia de uno o más enfriamientos abruptos justo en el pico termal máximo de MIS5e (Bauch et al., 2011; Bauch and Kandiano, 2007; Cheddadi et al., 1998).

En latitudes tropicales, el registro sedimentario del Lago Petén-Itzá ofrece los primeros datos sobre el desarrollo del MIS5e en las tierras bajas. De acuerdo a la interpretación del espectro de polen, el interglacial inició con un incremento abrupto en la temperatura y la disponibilidad de humedad que poco después de haber comenzado fue interrumpido por una rápida disminución de temperatura y humedad justo cuando ocurre el pico termal en latitudes altas. Sin embargo, existen algunas incertidumbres sobre si el registro de Petén-Itzá captura completo el MIS5e o si existe algún hiato sedimentario, pues no hay dataciones que permitan un buen control cronológico. No obstante, considerando como válido el modelo del presente trabajo, se pueden hacer comparaciones solo a manera de hipótesis, con los registros de Fúquene y Titicaca. El registro de polen del norte de los Andes es muy parecido a los registros de polen de latitudes altas, con un pico cálido y húmedo de corta duración, contemporáneo al máximo cálido registrado en los archivos de hielo (Bogotá-A et al., 2011; Hooghiemstra and Van der Hammen, 2004). En cambio, el MIS5e en los Andes centrales es más parecido al registro de Petén-Itzá, en donde condiciones de enfriamiento y severa disminución en la disponibilidad de humedad, caracterizan el pico máximo del interglacial (Hanselman et al., 2005). Una cronología más robusta, podría permitir considerar la sincronía de los eventos observados en los diferentes registros de latitudes bajas. Esto a su vez, permitiría conocer con mayor precisión cuáles fueron los efectos climáticos de este periodo sobre el sistema tropical.

Dado el excelente control cronológico del Holoceno, es bien conocida su historia en latitudes altas y bajas. A escala global, la inceptión del Holoceno fue muy similar a la

del MIS 5e en los registros de hielo. La variabilidad climática y la tasa de incremento de los volúmenes de hielo en los mantos polares y de las concentraciones de CO₂ atmosféricos, fueron similares en ambos periodos (Petit et al., 1999). De manera similar, la temperatura aumentó de forma pronunciada al inicio de cada evento. El Holoceno ha sido caracterizado por iniciar mediante un calentamiento en dos pulsos, el primero fue interrumpido por un enfriamiento repentino de gran magnitud (Younger Dryas), mientras que el segundo llevó el clima a las condiciones actuales. En el trópico, la cantidad de registros continentales que documentan la variabilidad del Holoceno es basta. En la Península de Yucatán, el registro PI-6 documenta la inepción abrupta del Holoceno, con patrones similares a los de altas latitudes (Correa-Metrio et al., 2012a; Mueller et al., 2010a), mientras registros geoquímicos y polínicos documentan la variabilidad a escala submilénaria. En estos últimos han revelado la ocurrencia de cambios ambientales drásticos a través del Holoceno, principalmente en los patrones hídricos (e.g. sequía asociada al abandono de tierras Mayas) (Curtis et al., 1998; Hodell et al., 1995; Islebe et al., 1996), sin embargo ninguno de ellos fue de magnitud semejante a la de aquellos que ocurrieron en el transcurso de los dos interglaciales anteriores.

5.4.5. Implicaciones ecológicas de la variabilidad ambiental observada en la Península de Yucatán durante los últimos 250 ka

En Ecología siguen vigentes cuestionamientos acerca de las fuerzas que estructuran las comunidades del bosque tropical y sus dinámicas en ambientes cambiantes. Algunos ejercicios con datos ecológicos que abarcan unas cuantas décadas hacia el pasado han intentado abordar estos temas con resultados controversiales, pues las críticas recientes han cuestionado si los procesos locales en espacio y tiempo, son suficientes para explicar las propiedades de una comunidad construida en un mundo dinámico (Jackson and Blois, 2015; Ricklefs, 2008; Willis and Birks, 2006). En este sentido, se ha propuesto que los registros paleoecológicos de escala milénaria pueden proporcionar la perspectiva histórica necesaria para comprender los patrones ecológicos del presente, siendo particularmente útiles aquellos provenientes de hotspots de biodiversidad,

donde hasta ahora la evidencia es escasa (Willis and Birks, 2006). En este contexto, el análisis aquí presentado brinda un primer destello sobre estos tópicos.

En una primera observación, es posible apreciar que las hipótesis de la corriente determinista, no explican la totalidad de las dinámicas de la vegetación observadas en el registro de Petén-Itzá. Bajo las premisas de esta escuela en Ecología, a largo plazo, una comunidad local es el resultado de interacciones interespecíficas y diferencias en los requerimientos de nicho entre especies (Hubbell, 2001; Svenning et al., 2004; Wright, 2002). En este razonamiento, climas similares deberían dar lugar a arreglos de vegetación similares, de tal manera que los tres interglaciales, derivados de forzamientos de relativamente la misma naturaleza, resultarían en asociaciones de vegetación y dinámicas similares. Sin embargo, contrario a lo esperados en la hipótesis determinista, lo que se observa son grandes diferencias entre los ensambles que conforman cada uno de los episodios interglaciales del registro.

El hecho de que los patrones de vegetación de la Península en los últimos 250 ka no deriven de forzamientos de naturaleza únicamente determinística, es congruente con los hallazgos del análisis del registro de un solo ciclo glacial-interglacial en la secuencia PI-6, que indican que la totalidad de los patrones de vegetación observados no pueden ser explicados únicamente por alguno de los dos extremos de la gama de hipótesis sobre los mecanismos que estructuran las comunidades a largo plazo, el determinismo local o deriva ecológica (Correa-Metrio et al., 2014b). Entonces, a modo de perspectiva, en el registro de Petén-Itzá podrían explorarse las diferentes hipótesis que conforman el resto de la gama. Hasta ahora esta exploración partiría de un escenario polarizado, pues una parte de la evidencia brinda mayor peso a la deriva ecológica en relación a la fuerte limitación en la disponibilidad regional de especies (e.g. limitación de semillas) y a la dependencia espacial no-ambiental en las distribuciones de especies (Dalling et al., 2002; Hubbell, 2001). En sentido inverso, otra parte de la evidencia da el mayor peso al determinismo ecológico, considerando que los patrones de dominancia y el rendimiento, son atributos fuertemente dependientes del ambiente (Harms et al., 2000; Svenning et al., 2004; Wright, 2002). Dentro de este contexto, una mejora en la

resolución taxonómica y en la certidumbre del modelo cronológico del registro de Petén-Itzá, tiene el potencial de sumar evidencia a estos planteamientos existentes.

6. Conclusiones

1. La nueva secuencia polínica presentada en este estudio ofrece la primera reconstrucción a escala milenaria, de la vegetación de las tierras bajas tropicales más allá del último ciclo glacial interglacial. El modelo cronológico tiene un grado de certidumbre alto en episodios como el penúltimo interglacial y su transición al glacial, así como del MIS4 al 1, y un grado bajo en la terminación del MIS6 y todo el MIS5e.
2. De acuerdo al DCA, si bien forzamientos ambientales dominaron la estructuración comunitaria sobre los conductores estocásticos, uno o dos elementos por sí mismos no explican la totalidad de los cambios observados en la composición. A pesar de dicha dispersión de la varianza, la temperatura y la disponibilidad de humedad fueron identificadas como las variables de mayor influencia sobre los patrones de vegetación en escala glacial-interglacial.
3. A través de toda la secuencia se observaron cambios abruptos, pero estos fueron más frecuentes y de mayor magnitud durante los interglaciales que durante los glaciales.
4. La naturaleza de los dos periodos glaciales fue distinta. De manera similar a los registros de latitudes altas, el MIS6 fue un periodo menos frío y seco que el último periodo glacial. Si bien el MIS6 presentó gran variabilidad

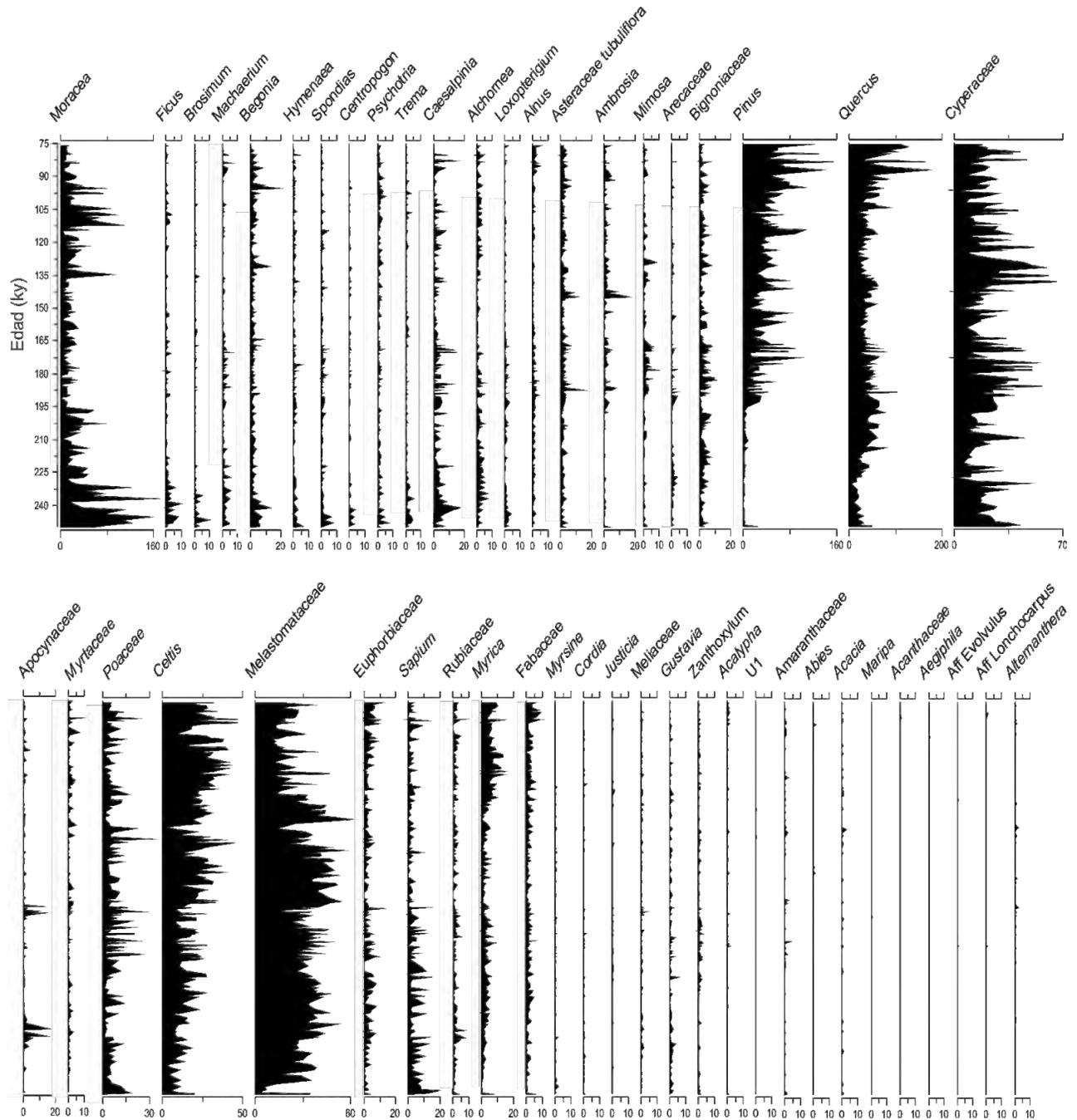
ambiental, los cambios no fueron tan abruptos ni tan frecuentes como los del último glacial. Así, en la Península de Yucatán, los cambios abruptos durante los glaciales parecen estar asociados a una baja excentricidad de la órbita: Del MIS4 al MIS2, es posible que la falta de contraste estacional a largo plazo incrementara el volumen y la importancia del hielo polar y continental en el sistema climático, lo que propiciaría que un gradiente norte-sur muy pronunciado derivara en los cambios rápidos de la última glaciación. En cambio, en el periodo más antiguo del MIS6 en la Península de Yucatán (de ~195 a ~160 ka) una alta excentricidad de la órbita y una cantidad de insolación similar a la de un interglacial, evitaría una gran acumulación de hielo que pudiera generar condiciones similares a las del último periodo glacial.

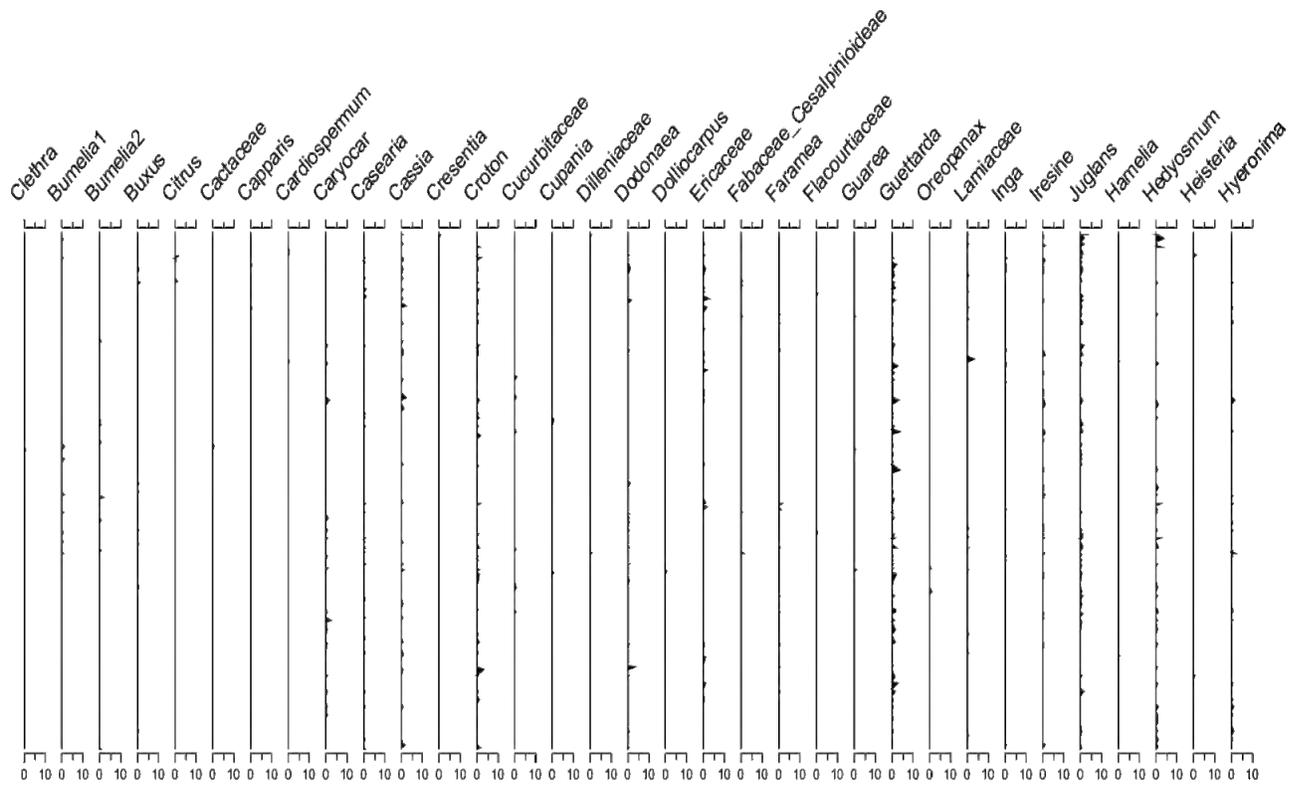
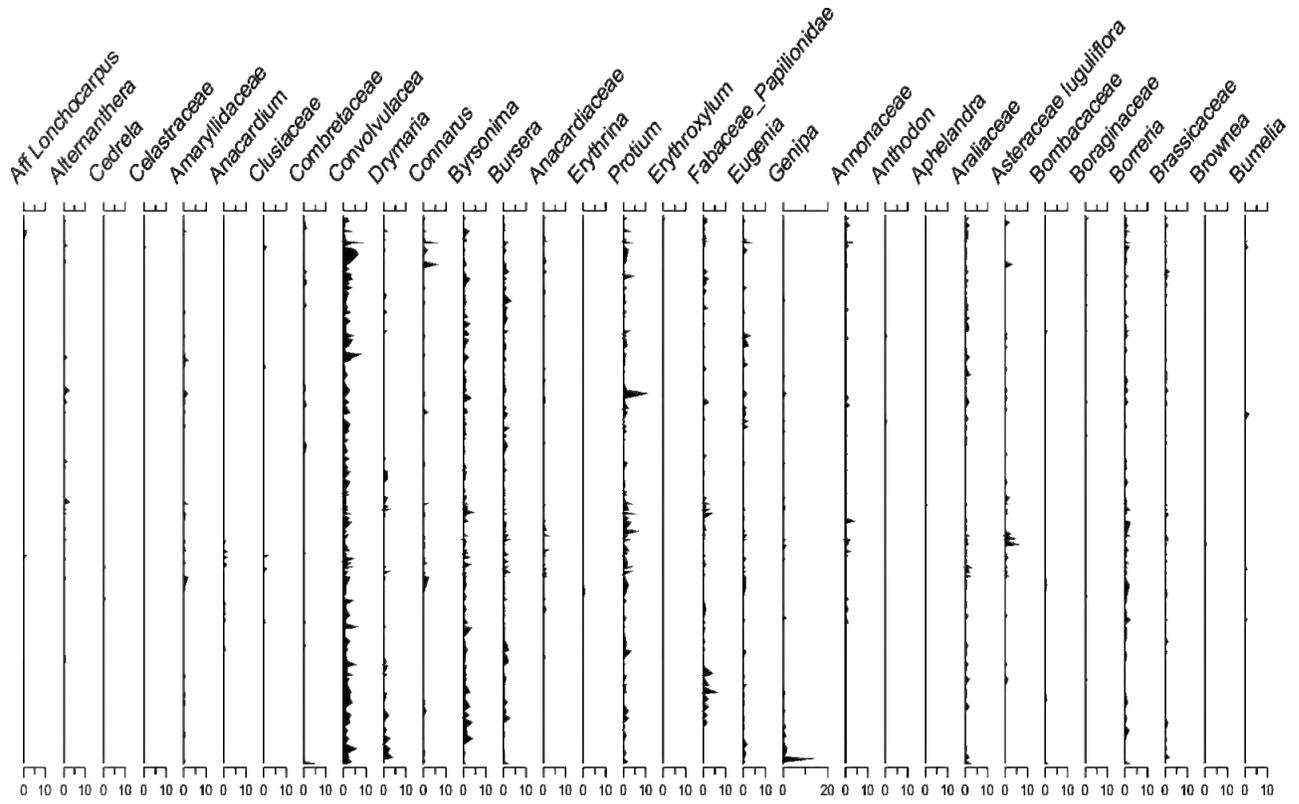
5. La naturaleza de cada uno de los tres interglaciales fue distinta. El MIS7 se caracterizó como un periodo de alta inestabilidad ambiental donde predominaron los pulsos asociados a ambientes de afinidad tropical, esta inestabilidad tiene mayor correspondencia con lo observado en registros del trópico que con aquellos de altas latitudes. Por otra parte, el MIS5e se presentó como una secuencia rápida en donde una abrupta disminución en la disponibilidad de humedad ocurrió en el pico de temperatura máximo del MIS5e, precedida y sucedida por condiciones de alta disponibilidad de humedad. Este patrón tiene semejanza con lo observado en el registro de Titicaca, sin embargo, la endeblez del modelo cronológico durante este periodo impide hacer comparaciones directas. Finalmente, el Holoceno inicia de forma abrupta pero se mantiene relativamente estable en comparación con los grandes cambios que se observan en los dos interglaciales que le preceden.

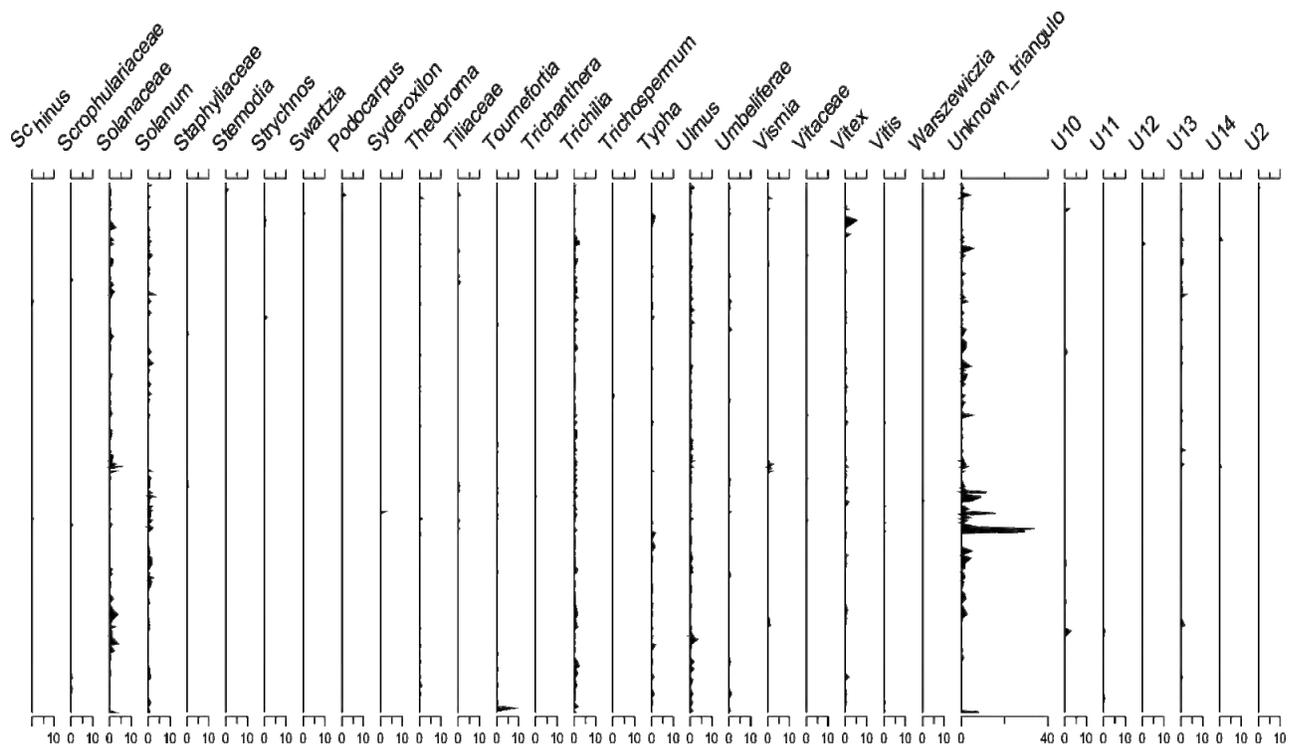
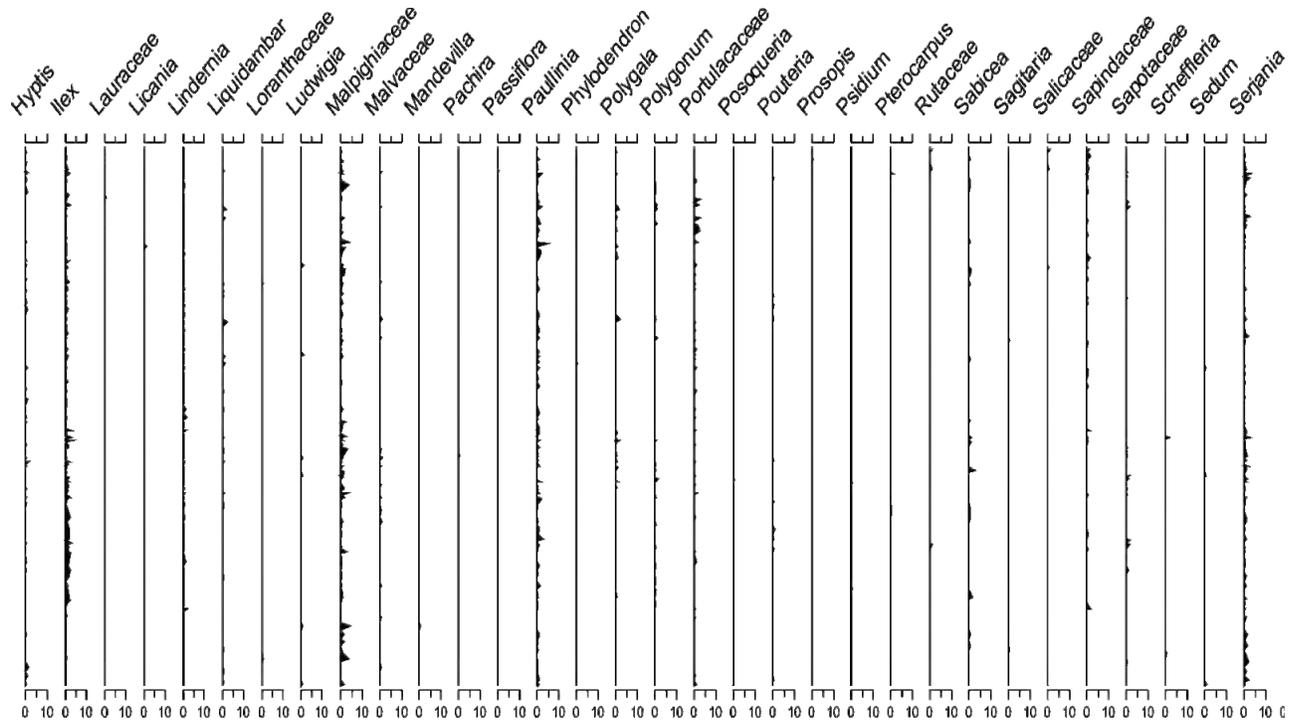
6. Las grandes diferencias en la estructura, composición y dinámicas entre la vegetación de los tres interglaciales y entre la de los dos glaciales no ajustan con la visión determinista en ecología (climas similares deberían resultar en comunidades y dinámicas similares) (Svenning et al. 2004; Hubbell 2001; Wright 2002). En este sentido, las comunidades emergentes que se observan a lo largo de todo el registro podrían considerarse como el resultado de una combinación entre factores extrínsecos e intrínsecos. La secuencia larga aquí presentada brinda la posibilidad de explorar en investigaciones futuras, las fuerzas que estructuran las comunidades vegetales de alta diversidad.

7. Anexos

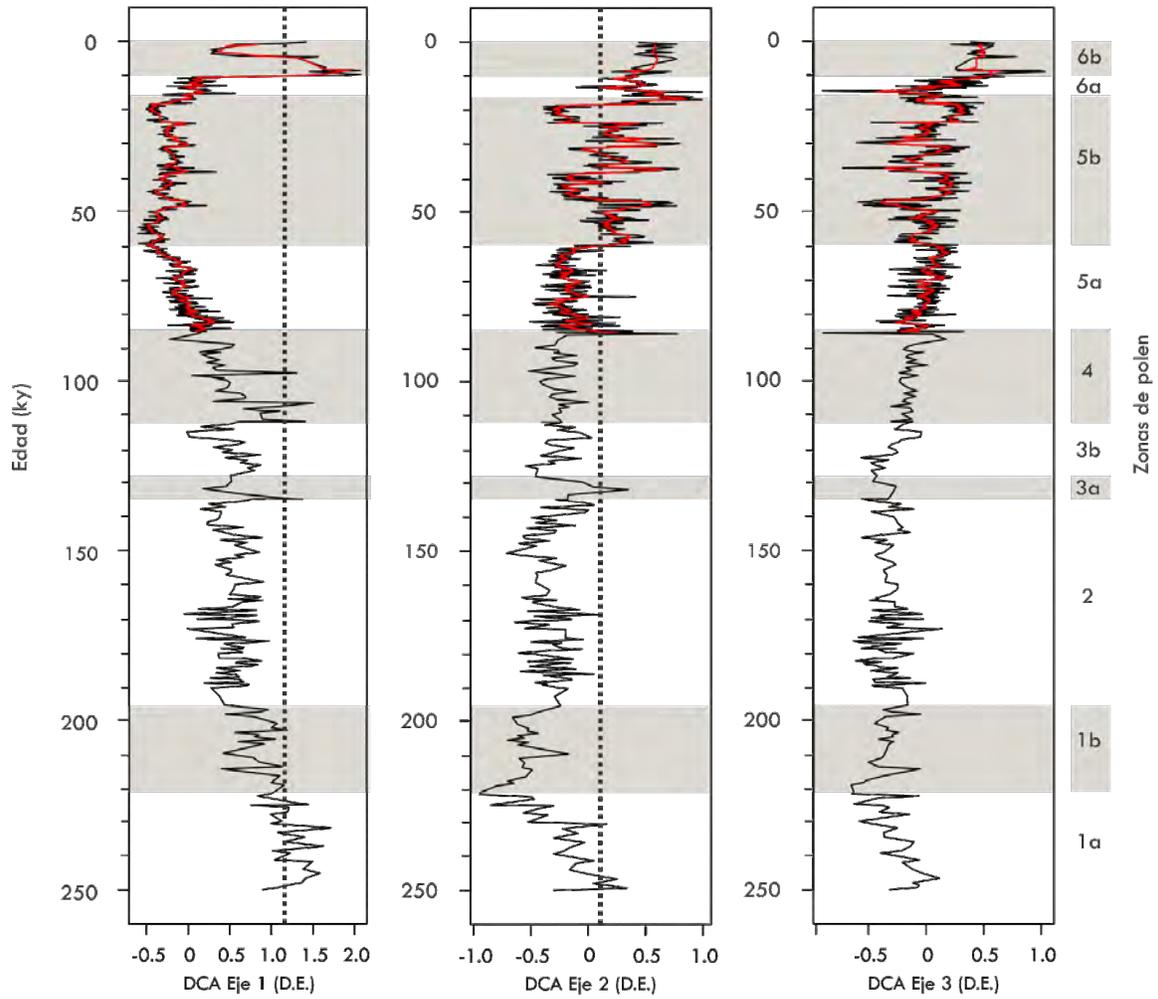
1. Abundancia relativa de todos los taxa identificados en PI-1







3. Cambios de los puntajes de los ejes 1, 2 y 3 del DCA a través del tiempo



8. Literatura citada

- Aide, T.M., Rivera, E., 1998. Geographic patterns of genetic diversity in *Poulsenia armata* (Moraceae): implications for the theory of Pleistocene refugia and the importance of riparian forest. *J. Biogeogr.* 25, 695–705. doi:10.1046/j.1365-2699.1998.2540695.x
- Alley, R.B., Marotzke, J., Nordhaus, W.D., Overpeck, J.T., Peteet, D.M., Pielke, R.A., Pierrehumbert, R.T., Rhines, P.B., Stocker, T.F., Talley, L.D., Wallace, J.M., 2003. Abrupt climate change. *Science* 299, 2005–2010. doi:10.1126/science.1081056
- Andersen, K.K., Azuma, N., Barnola, J.M., Bigler, M., Biscaye, P., Caillon, N., Chappellaz, J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Fischer, H., Flückiger, J., Fritzsche, D., Fujii, Y., Goto-Azuma, K., Grønvold, K., Gundestrup, N.S., Hansson, M., Huber, C., Hvidberg, C.S., Johnsen, S.J., North Greenland Ice Core Project members, 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature* 431, 147–151. doi:10.1038/nature02805
- Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Hodell, D.A., Hillesheim, M.B., Brenner, M., Gilli, A., McKenzie, J.A., Mueller, A.D., 2006. Late Quaternary climate-induced lake level variations in Lake Petén Itzá, Guatemala, inferred from seismic stratigraphic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 230, 52–69. doi:10.1016/j.palaeo.2005.06.037
- Augustin, L., Barbante, C., Barnes, P.R.F., Barnola, J.M., Bigler, M., Castellano, E., Cattani, O., Chappellaz, J., Dahl-Jensen, D., Delmonte, B., Dreyfus, G., Durand, G., Falourd, S., Fischer, H., Flückiger, J., Hansson, M.E., Huybrechts, P., Jugie, G., Johnsen, S.J., Jouzel, J., EPICA community members, 2004. Eight glacial cycles from an Antarctic ice core. *Nature* 429, 623–628. doi:10.1038/nature02599
- Bard, E., Rostek, F., Turon, J.L., Gendreau, S., 2000. Hydrological impact of heinrich events in the subtropical northeast atlantic. *Science* 289, 1321–1324.
- Bauch, H.A., Kandiano, E.S., 2007. Evidence for early warming and cooling in North Atlantic surface waters during the last interglacial. *Paleoceanography* 22, n/a-n/a. doi:10.1029/2005PA001252
- Bauch, H.A., Kandiano, E.S., Helmke, J., Andersen, N., Rosell-Mele, A., Erlenkeuser, H., 2011. Climatic bisection of the last interglacial warm period in the Polar North Atlantic. *Quat. Sci. Rev.* 30, 1813–1818. doi:10.1016/j.quascirev.2011.05.012
- Bazin, L., Landais, A., Lemieux-Dudon, B., Toyé Mahamadou Kele, H., Veres, D., Parrenin, F., Martinerie, P., Ritz, C., Capron, E., Lipenkov, V., Loutre, M.F., Raynaud, D., Vinther, B., Svensson, A., Rasmussen, S.O., Severi, M., Blunier, T., Leuenberger, M., Fischer, H., Masson-Delmotte, V., Wolff, E., 2013. An optimized multi-proxy, multi-site Antarctic ice and gas orbital chronology (AICC2012): 120–800 ka. *Clim. Past* 9, 1715–1731. doi:10.5194/cp-9-1715-2013
- Berger, A., Loutre, M.F., 1991. Insolation values for the climate of the last 10 million years. *Quat. Sci. Rev.* 10, 297–317. doi:10.1016/0277-3791(91)90033-Q
- Birks, H.J.B., 1986. Numerical zonation, comparison and correlation of Quaternary pollen stratigraphical data, in: Berglund, B.E. (Ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Birks, H.J.B. (Harry J.B., Birks, H.H., 2004. *Quaternary palaeoecology*, Paperback; 2004-11-15. ed. Blackburn Press, Caldwell, N.J.
- Blunier, T., Brook, E.J., 2001. Timing of millennial-scale climate change in Antarctica and Greenland during the last glacial period. *Science* 291, 109–112. doi:10.1126/science.291.5501.109
- Bogotá-A, R.G., Groot, M.H.M., Hooghiemstra, H., Lourens, L.J., Van der Linden, M., Berrio, J.C., 2011. Rapid climate change from north Andean Lake Fúquene pollen records driven by obliquity: implications for a basin-wide biostratigraphic zonation for the last 284 ka. *Quat. Sci. Rev.* 30, 3321–3337. doi:10.1016/j.quascirev.2011.08.003

- Bolker, B.M., 2008. Ecological models and data in R, (alk. paper). ed. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Bush, M.B., 1991. Modern pollen-rain data from South and Central America: a test of the feasibility of fine-resolution lowland tropical palynology. *The Holocene* 1, 162–167. doi:10.1177/095968369100100209
- Bush, M.B., 1995. Neotropical plant reproductive strategies and fossil pollen representation. *Am. Nat.* 145, 594–609. doi:10.1086/285757
- Bush, M.B., Colinvaux, P.A., 1990. A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. *Journal of Vegetation Science* 1, 105–118. doi:10.2307/3236060
- Bush, M.B., Colinvaux, P.A., Wiemann, M.C., Piperno, D.R., Liu, K., 1990. Late pleistocene temperature depression and vegetation change in ecuadorian amazonia. *Quaternary Research* 34, 330–345. doi:10.1016/0033-5894(90)90045-M
- Bush, M.B., Rivera, R., 2001. Reproductive ecology and pollen representation among neotropical trees. *Global Ecol. Biogeography* 10, 359–367. doi:10.1046/j.1466-822X.2001.00247.x
- Caballero-Rodríguez, D., Franco-Gaviria, J.F., 2017. Muestras de polen moderno en el trópico americano. Unpublished raw data.
- Caballero-Rodríguez, D., Lozano-García, S., Correa-Metrio, A., 2017. Vegetation assemblages of central Mexico through the late Quaternary: modern analogs and compositional turnover. *J. Veg. Sci.* doi:10.1111/jvs.12515
- Calvo, E., Villanueva, J., Grimalt, J.O., Boelaert, A., Labeyrie, L., 2001. New insights into the glacial latitudinal temperature gradients in the North Atlantic. Results from UK?37 sea surface temperatures and terrigenous inputs. *Earth and Planetary Science Letters* 188, 509–519. doi:10.1016/S0012-821X(01)00316-8
- Cárdenas, M.L., Gosling, W.D., Sherlock, S.C., Poole, I., Pennington, R.T., Mothes, P., 2011. The response of vegetation on the Andean flank in western Amazonia to Pleistocene climate change. *Science* 331, 1055–1058. doi:10.1126/science.1197947
- Castro-Escobar, F., De León-Barrios, F., 2003. Informe Nacional de Áreas Protegidas de Guatemala. Challenger, A., Soberón, J., 2008. Los ecosistemas terrestres, in: José, S. (Ed.), *Capital Natural de México: Conocimiento Actual de La Biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Chappellaz, J., Brook, E., Blunier, T., Malaiz?, B., 1997. CH₄ and ?¹⁸O of O₂ records from Antarctic and Greenland ice: A clue for stratigraphic disturbance in the bottom part of the Greenland Ice Core Project and the Greenland Ice Sheet Project 2 ice cores. *J. Geophys. Res.* 102, 26547–26557. doi:10.1029/97JC00164
- Cheddadi, R., Mamakowa, K., Guiot, J., de Beaulieu, J.L., Reille, M., Andrieu, V., Granoszewski, W., Peyron, O., 1998. Was the climate of the Eemian stable? A quantitative climate reconstruction from seven European pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 143, 73–85. doi:10.1016/S0031-0182(98)00067-4
- Cheng, H., Edwards, R.L., Broecker, W.S., Denton, G.H., Kong, X., Wang, Y., Zhang, R., Wang, X., 2009. Ice age terminations. *Science* 326, 248–252. doi:10.1126/science.1177840
- Clark, P.U., Pisias, N.G., Stocker, T.F., Weaver, A.J., 2002. The role of the thermohaline circulation in abrupt climate change. *Nature* 415, 863–869. doi:10.1038/415863a
- Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E., Bush, M.B., 2000. Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quat. Sci. Rev.* 19, 141–169. doi:10.1016/S0277-3791(99)00059-1
- Colinvaux, P.A., De Oliveira, P.E., Moreno, J.E., Miller, M.C., Bush, M.B., 1996. A Long Pollen Record from Lowland Amazonia: Forest and Cooling in Glacial Times. *Science* 274, 85–88. doi:10.1126/science.274.5284.85

- Contreras-Arias, A., 1958. Bosquejo Climatológico, in: Los Recursos Naturales Del Sureste y Su Aprovechamiento: Estudios Particulares.
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Cabrera, K.R., Sully, S., Brenner, M., Hodell, D.A., Escobar, J., Guilderson, T., 2012a. Rapid climate change and no-analog vegetation in lowland Central America during the last 86,000 years. *Quat. Sci. Rev.* 38, 63–75. doi:10.1016/j.quascirev.2012.01.025
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Hodell, D.A., Brenner, M., Escobar, J., Guilderson, T., 2012b. The influence of abrupt climate change on the ice-age vegetation of the Central American lowlands. *J. Biogeogr.* 39, 497–509. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02618.x
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Perez, L., Schwalb, A., Cabrera, K.R., 2011. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene* 21, 681–692. doi:10.1177/0959683610391321
- Correa-Metrio, A., Dechnik, Y., Lozano-García, S., Caballero, M., 2014a. 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., Meave, J.A., Lozano-García, S., Bush, M.B., 2014b. Environmental determinism and neutrality in vegetation at millennial time scales. *J. Veg. Sci.* 25, 627–635. doi:10.1111/jvs.12129
- Correa-Metrio, A., Urrego, D.H., Kenneth, C., Bush, M.B., 2012c. PaleoMAS: Paleoecological Analysis.
- Cronin, T.M., Dowsett, H.F., 1996. Biotic and oceanographic response to the Pliocene closing of the Central American Isthmus, in: Jackson, J.B.C., Budd, A.F., Coates, A.G. (Eds.), *Evolution and Environment in Tropical America*.
- Curtis, J.H., Brenner, M., Hodell, D.A., Balsler, R.A., Islebe, G.A., Hooghiemstra, H., 1998. A multi-proxy study of Holocene environmental change in the Maya Lowlands of Peten, Guatemala. *Journal of Paleolimnology*.
- Dalling, J.W., Muller-Landau, H.C., Wright, S.J., Hubbell, S.P., 2002. Role of Dispersal in the Recruitment Limitation of Neotropical Pioneer Species. *Journal of Ecology* 90, 714–727.
- Deevey, E.S., Brenner, M., Binford, M.W., 1983. Paleolimnology of the Peten Lake District, Guatemala, in: Meriläinen, J., Huttunen, P., Battarbee, R.W. (Eds.), *Paleolimnology, Developments in Hydrobiology*. Springer Netherlands, pp. 211–216.
- Duch, J.G., 1991. *Fisiografía del Estado de Yucatán: su relación con la agricultura*. Universidad Autónoma Chapingo.
- Eilertsen, O., Okland, R.H., Okland, T., Pedersen, O., 1990. Data manipulation and gradient length estimation in DCA ordination. *Journal of Vegetation Science* 1, 261–270. doi:10.2307/3235663
- Elderfield, H., Greaves, M., Barker, S., Hall, I.R., Tripathi, A., Ferretti, P., Crowhurst, S., Booth, L., Daunt, C., 2010. A record of bottom water temperature and seawater $\delta^{18}\text{O}$ for the Southern Ocean over the past 440kyr based on Mg/Ca of benthic foraminiferal *Uvigerina* spp. *Quat. Sci. Rev.* 29, 160–169. doi:10.1016/j.quascirev.2009.07.013
- Emiliani, C., 1955. Pleistocene Temperatures. *J. Geol.* 63, 538–578. doi:10.1086/626295
- Faegri, K., Iversen, J., 1964. *Textbook of Pollen Analysis*. Hafner Publishing Company.
- Fernández-Carnevali, G.C., Tapia-Muñoz, J.L., Duno de Stefano, R., Ramírez-Morillo, I.M., Can-Itzá, L., Hernández-Aguilar, S., Castillo, A., 2012. La flora de la Península de Yucatán Mexicana: 250 años de conocimiento florístico. *CONABIO. Biodiversitas* 101, 6–10.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1993. Geology of Mexico: A synopsis, in: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A., Fa, J. (Eds.), *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York.
- Franco-Gaviria, J.F., 2017. Conjunto de datos de polen moderno de la Península de Yucatán.
- García, E., 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana), 5a, 2004 ed. CONABIO, México.
- Giddings, L., Soto, M., 2003. Rhythms of precipitation in the Yucatán Peninsula, in: Fedick, S., Allen, M.,

- Jimenez-Osornio, J., Gomez-Pompa, A. (Eds.), *The Lowland Maya Area: Three Millennia at the Human-Wildland Interface*. Binghamton, NY.
- Gill, J.L., Williams, J.W., Jackson, S.T., Lininger, K.B., Robinson, G.S., 2009. Pleistocene megafaunal collapse, novel plant communities, and enhanced fire regimes in North America. *Science* 326, 1100–1103. doi:10.1126/science.1179504
- Goldman, E.A., Moore, R.T., 1945. The biotic provinces of Mexico. *J. Mammal.* 26, 347. doi:10.2307/1375154
- González-Castañeda, N., Cornejo-Tenorio, G., Ibarra-Manríquez, G., 2010. El género *Ficus* (Moraceae) en la Provincia Biogeográfica de la Depresión del Balsas, México. *Bot. Sci.* 87, 105. doi:10.17129/botsci.318
- Gosling, W.D., Bush, M.B., Hanselman, J.A., Chepstow-Lusty, A., 2008. Glacial-interglacial changes in moisture balance and the impact on vegetation in the southern hemisphere tropical Andes (Bolivia/Peru). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 259, 35–50. doi:10.1016/j.palaeo.2007.02.050
- GRIP, 1993. Climate instability during the last interglacial period recorded in the GRIP ice core. *Nature* 364, 203–207. doi:10.1038/364203a0
- Groote, P.M., Stuiver, M., White, J.W.C., Johnsen, S., Jouzel, J., 1993. Comparison of oxygen isotope records from the GISP2 and GRIP Greenland ice cores. *Nature* 366, 552–554. doi:10.1038/366552a0
- Haffer, J., 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165, 131–137. doi:10.1126/science.165.3889.131
- Hanselman, J.A., Bush, M.B., Gosling, W.D., Collins, A., Knox, C., Baker, P.A., Fritz, S.C., 2011. A 370,000-year record of vegetation and fire history around Lake Titicaca (Bolivia/Peru). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 305, 201–214. doi:10.1016/j.palaeo.2011.03.002
- Hanselman, J.A., Gosling, W.D., Paduano, G.M., Bush, M.B., 2005. Contrasting pollen histories of MIS 5e and the Holocene from Lake Titicaca (Bolivia/Peru). *J. Quaternary Sci.* 20, 663–670. doi:10.1002/jqs.979
- Harms, K.E., Wright, S.J., Calderón, O., Hernández, A., Herre, E.A., 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404, 493–495. doi:10.1038/35006630
- Hemming, S.R., 2004. Heinrich events: Massive late Pleistocene detritus layers of the North Atlantic and their global climate imprint. *Rev. Geophys.* 42. doi:10.1029/2003RG000128
- Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47–58. doi:10.1007/BF00048870
- Hodell, D.A., Anselmetti, F.S., Brenner, M., Ariztegui, D., 2006. The Lake Petén Itzá Scientific Drilling Project. *Scientific Drilling*.
- Hodell, D.A., Curtis, J.H., Brenner, M., 1995. Possible role of climate in the collapse of Classic Maya civilization. *Nature* 375, 391–394. doi:10.1038/375391a0
- Hooghiemstra, H., Van der Hammen, T., 2004. Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philos Trans R Soc Lond, B, Biol Sci* 359, 173–80; discussion 180. doi:10.1098/rstb.2003.1420
- Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, in: *Monographs in Population Biology*.
- Hubbell, S.P., 2006. NEUTRAL THEORY AND THE EVOLUTION OF ECOLOGICAL EQUIVALENCE. *Ecology*.
- Ibarra-Manríquez, G., Villaseñor, J.L., Duran, R., Meave, J., 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *J. Biogeography* 29, 17–29. doi:10.1046/j.1365-2699.2002.00648.x
- INEGI, 2005. Conjunto de datos vectoriales de la carta de vegetación primaria 1 : 250 000.

- INEGI, 2016a. Carta uso del suelo y vegetación de Salina Cruz E15-10D15-1.
- INEGI, 2016b. Carta uso del suelo y vegetación de Campeche E15-3.
- INEGI, 2016c. Carta uso de suelo y vegetación de Las Margaritas E15-12 D15-3.
- Islebe, G.A., Hooghiemstra, H., Brenner, M., Curtis, J.H., Hodell, D.A., 1996. A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *The Holocene* 6, 265–271. doi:10.1177/095968369600600302
- Jackson, S.T., Blois, J.L., 2015. Community ecology in a changing environment: Perspectives from the Quaternary. *Proc Natl Acad Sci USA* 112, 4915–4921. doi:10.1073/pnas.1403664111
- Jackson, S.T., Williams, J.W., 2004. MODERN ANALOGS IN QUATERNARY PALEOECOLOGY: Here Today, Gone Yesterday, Gone Tomorrow? *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 32, 495–537. doi:10.1146/annurev.earth.32.101802.120435
- Jouzel, J., Masson-Delmotte, V., Cattani, O., Dreyfus, G., Falourd, S., Hoffmann, G., Minster, B., Nouet, J., Barnola, J.M., Chappellaz, J., Fischer, H., Gallet, J.C., Johnsen, S., Leuenberger, M., Loulergue, L., Luethi, D., Oerter, H., Parrenin, F., Raisbeck, G., Raynaud, D., Wolff, E.W., 2007. Orbital and millennial Antarctic climate variability over the past 800,000 years. *Science* 317, 793–796. doi:10.1126/science.1141038
- Kawamura, K., Parrenin, F., Lisiecki, L., Uemura, R., Vimeux, F., Severinghaus, J.P., Hutterli, M.A., Nakazawa, T., Aoki, S., Jouzel, J., Raymo, M.E., Matsumoto, K., Nakata, H., Motoyama, H., Fujita, S., Goto-Azuma, K., Fujii, Y., Watanabe, O., 2007. Northern Hemisphere forcing of climatic cycles in Antarctica over the past 360,000 years. *Nature* 448, 912–916. doi:10.1038/nature06015
- Kukla, G., 1997. How long and how stable was the last interglacial? *Quat. Sci. Rev.* 16, 605–612. doi:10.1016/S0277-3791(96)00114-X
- Kutterolf, S., Schindlbeck, J.C., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J., Schmid, D., Hodell, D.A., Mueller, A., Pérez, L., Pérez, W., Schwalb, A., Frische, M., Wang, K.L., 2016. A 400-ka tephrochronological framework for Central America from Lake Petén Itzá (Guatemala) sediments. *Quat. Sci. Rev.* 150, 200–220. doi:10.1016/j.quascirev.2016.08.023
- Leyden, B.W., Brenner, M., Hodell, D.A., Curtis, J.H., 1993. Late Pleistocene Climate in the Central American Lowlands, in: Swart, P.K., Lohmann, K.C., Mckenzie, J., Savin, S. (Eds.), *Climate Change in Continental Isotopic Records*. American Geophysical Union, pp. 165–178.
- Lisiecki, L.E., Raymo, M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic δO records. *Paleoceanography* 20, n/a-n/a. doi:10.1029/2004PA001071
- Lorius, C., Jouzel, J., Ritz, C., Merlivat, L., Barkov, N.I., Korotkevich, Y.S., Kotlyakov, V.M., 1985. A 150,000-year climatic record from Antarctic ice. *Nature* 316, 591–596. doi:10.1038/316591a0
- Lozano-García, M.S., Ortega-Guerrero, B., Caballero-Miranda, M., Urrutia-Fucugauchi, J., 1993. Late Pleistocene and Holocene Paleoenvironments of Chalco Lake, Central Mexico. *Quaternary Research* 40, 332–342. doi:10.1006/qres.1993.1086
- Lugo-Hubp, J., Aceves-Quesado, J.F., Espinosa-Pereño, R., 1992. Rasgos geomorfológicos mayores de la península de Yucatán. *Revista mexicana de ciencias geológicas* 10, 143–150.
- Magaña, V., Amador, J.A., Medina, S., 1999. The Midsummer Drought over Mexico and Central America. *J. Clim.* 12, 1577–1588. doi:10.1175/1520-0442(1999)012<1577:TMDOMA>2.0.CO;2
- Margari, V., Skinner, L.C., Tzedakis, P.C., Ganopolski, A., Vautravers, M., Shackleton, N.J., 2010. The nature of millennial-scale climate variability during the past two glacial periods. *Nature Geosci.* 3, 127–131. doi:10.1038/ngeo740
- Martrat, B., Grimalt, J.O., Lopez-Martinez, C., Cacho, I., Sierro, F.J., Flores, J.A., Zahn, R., Canals, M., Curtis, J.H., Hodell, D.A., 2004. Abrupt temperature changes in the Western Mediterranean over the past 250,000 years. *Science* 306, 1762–1765. doi:10.1126/science.1101706
- Martrat, B., Grimalt, J.O., Shackleton, N.J., de Abreu, L., Hutterli, M.A., Stocker, T.F., 2007. Four climate cycles of recurring deep and surface water destabilizations on the Iberian margin. *Science* 317, 502–507. doi:10.1126/science.1139994

- McManus, J.F., Oppo, D.W., Cullen, J.L., 1999. A 0.5-million-year record of millennial-scale climate variability in the north atlantic. *Science* 283, 971–975. doi:10.1126/science.283.5404.971
- McManus, J.F., Oppo, D.W., Keigwin, L.D., Cullen, J.L., Bond, G.C., 2002. Thermohaline circulation and prolonged interglacial warmth in the north atlantic. *Quaternary Research* 58, 17–21. doi:10.1006/qres.2002.2367
- Miranda, F., 1958a. Ragos fisiográficos (de interés para los estudios biológicos), in: Beltrán, E. (Ed.), *Los Recursos Naturales Del Sureste y Su Aprovechamiento*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables.
- Miranda, F., 1958b. Estudios acerca de la vegetación, in: Beltrán, E. (Ed.), *Los Recursos Naturales Del Sureste y Su Aprovechamiento*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables.
- Mix, A., 2001. Environmental processes of the ice age: land, oceans, glaciers (EPILOG). *Quat. Sci. Rev.* 20, 627–657. doi:10.1016/S0277-3791(00)00145-1
- Mueller, A.D., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Brenner, M., Hodell, D.A., Curtis, J.H., Escobar, J., Gilli, A., Grzesik, D.A., Guilderson, T.P., Kutterolf, S., Plötze, M., 2010a. Late Quaternary palaeoenvironment of northern Guatemala: evidence from deep drill cores and seismic stratigraphy of Lake Petén Itzá. *Sedimentology*. doi:10.1111/j.1365-3091.2009.01144.x
- Mueller, A.D., Islebe, G.A., Anselmetti, F.S., Ariztegui, D., Brenner, M., Hodell, D.A., Hajdas, I., Hamann, Y., Haug, G.H., Kennett, D.J., 2010b. Recovery of the forest ecosystem in the tropical lowlands of northern Guatemala after disintegration of Classic Maya polities. *Geology* 38, 523–526. doi:10.1130/G30797.1
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. doi:10.1038/35002501
- NASA, L.P.D., 2009. ASTER Global Digital Elevation Model V002. USGS Earth Resources Observation and Science.
- Navarro, M.J.A., 2007. Tipos de cambio en el uso del suelo en las franjas limitrofes estatales de la Península de Yucatán (Undergraduate thesis). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Noller, J.S., Sowers, J.M., Lettis, W.R., 2000. *Quaternary geochronology: Methods and applications*, 1 edition. ed. American Geophysical Union, Washington, DC.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, H.H., Wagner, H., 2008. *Vegan: Community Ecology Package*.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, George V. N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P., Kassem, K.R., 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*.
- Overpeck, J.T., Webb, T., 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
- Paduano, G.M., Bush, M.B., Baker, P.A., Fritz, S.C., Seltzer, G.O., 2003. A vegetation and fire history of Lake Titicaca since the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 194, 259–279. doi:10.1016/S0031-0182(03)00281-5
- Parrenin, F., Barnola, J.M., Beer, J., Blunier, T., Castellano, E., Chappellaz, J., Dreyfus, G., Fischer, H., Fujita, S., Jouzel, J., Kawamura, K., Lemieux-Dudon, B., Loulergue, L., Masson-Delmotte, V., Narcisi, B., Petit, J.R., Raisbeck, G., Raynaud, D., Ruth, U., Schwander, J., Wolff, E., 2007. The EDC3 chronology for the EPICA Dome C ice core. *Climate of the Past Discussions* 3, 575–606.
- Past Interglacials Working Group of PAGES, 2016. Interglacials of the last 800,000 years. *Rev. Geophys.* 54, 162–219. doi:10.1002/2015RG000482
- Pérez, L., Frenzel, P., Brenner, M., Escobar, J., Hoelzmann, P., Scharf, B., Schwalb, A., 2011. Late

- Quaternary (24–10 ka BP) environmental history of the Neotropical lowlands inferred from ostracodes in sediments of Lago Petén Itzá, Guatemala. *J. Paleolimnol.* 46, 59–74.
doi:10.1007/s10933-011-9514-0
- Petit, J.R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N.I., Barnola, J.M., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V.M., Legrand, M., Lipenkov, V.Y., Lorius, C., Pépin, L., Ritz, C., Saltzman, E., Stievenard, M., 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*.
- Rahmstorf, S., 2002. Ocean circulation and climate during the past 120,000 years. *Nature* 419, 207–214.
doi:10.1038/nature01090
- Rasmussen, S.O., Vinther, B.M., Clausen, H.B., Andersen, K.K., 2007. Early Holocene climate oscillations recorded in three Greenland ice cores. *Quat. Sci. Rev.* 26, 1907–1914.
doi:10.1016/j.quascirev.2007.06.015
- Ricklefs, R.E., 2008. Disintegration of the ecological community. *Am. Nat.* 172, 741–750.
doi:10.1086/593002
- Roucoux, K.H., Tzedakis, P.C., Frogley, M.R., Lawson, I.T., Preece, R.C., 2008. Vegetation history of the marine isotope stage 7 interglacial complex at Ioannina, NW Greece. *Quat. Sci. Rev.* 27, 1378–1395.
doi:10.1016/j.quascirev.2008.04.002
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*, 1st ed. CONABIO.
- Schüler, L., Hemp, A., Behling, H., 2014. Relationship between vegetation and modern pollen-rain along an elevational gradient on Kilimanjaro, Tanzania. *The Holocene* 24, 702–713.
doi:10.1177/0959683614526939
- Shackleton, N., 1967. Oxygen Isotope Analyses and Pleistocene Temperatures Re-assessed. *Nature* 215, 15–17. doi:10.1038/215015a0
- Shackleton, N.J., 2000. The 100,000-year ice-Age cycle identified and found to lag temperature, carbon dioxide, and orbital eccentricity. *Science* 289, 1897–1902.
- Shackleton, N.J., Opdyke, N.D., 1973. Oxygen Isotope and Palaeomagnetic Stratigraphy of Equatorial Pacific Core V28-238: Oxygen Isotope Temperatures and Ice Volumes on a 105 Year and 106 Year Scale. *Quaternary Research* 3, 39–55. doi:10.1016/0033-5894(73)90052-5
- Sober, E., 1991. *Reconstructing the Past: Parsimony, Evolution, and Inference*, Reprint. ed. A Bradford Book.
- Stockmarr, J., 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores* 13, 615–621.
- Svenning, J.C., Kinner, D.A., Stallard, R.F., Engelbrecht, B.M.J., Wright, S.J., 2004. Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology* 85, 2526–2538.
doi:10.1890/03-0396
- Toledo, V.M., 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. *Biological diversification in the tropics : proceedings, fifth international symposium of the Association for Tropical Biology, held at Macuto Beach, Caracas, Venezuela, February 8-13, 1979 / edited by G.T. Prance.*
- Tzedakis, C., 2003. Timing and duration of Last Interglacial conditions in Europe: a chronicle of a changing chronology. *Quat. Sci. Rev.* 22, 763–768. doi:10.1016/S0277-3791(03)00004-0
- Tzedakis, P.C., Hooghiemstra, H., Pälike, H., 2006. The last 1.35 million years at Tenaghi Philippon: revised chronostratigraphy and long-term vegetation trends. *Quat. Sci. Rev.* 25, 3416–3430.
doi:10.1016/j.quascirev.2006.09.002
- Tzedakis, P.C., McManus, J.F., Hooghiemstra, H., Oppo, D.W., Wijmstra, T.A., 2003. Comparison of changes in vegetation in northeast Greece with records of climate variability on orbital and suborbital frequencies over the last 450 000 years. *Earth and Planetary Science Letters* 212, 197–212. doi:10.1016/S0012-821X(03)00233-4
- Tzedakis, P.C., Roucoux, K.H., de Abreu, L., Shackleton, N.J., 2004. The duration of forest stages in southern Europe and interglacial climate variability. *Science* 306, 2231–2235.

- doi:10.1126/science.1102398
- Urrego, D.H., Silman, M.R., Correa-Metrio, A., Bush, M.B., 2011. Pollen-vegetation relationships along steep climatic gradients in western Amazonia. *Journal of Vegetation Science*.
- van der Hammen, T., 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quat. Sci. Rev.* 19, 725–742. doi:10.1016/S0277-3791(99)00024-4
- Veres, D., Bazin, L., Landais, A., Toyé Mahamadou Kele, H., Lemieux-Dudon, B., Parrenin, F., Martinerie, P., Blayo, E., Blunier, T., Capron, E., Chappellaz, J., Rasmussen, S.O., Severi, M., Svensson, A., Vinther, B., Wolff, E.W., 2013. The Antarctic ice core chronology (AICC2012): an optimized multi-parameter and multi-site dating approach for the last 120 thousand years. *Clim. Past* 9, 1733–1748. doi:10.5194/cp-9-1733-2013
- Ward, W.C., Weidie, A.E., Back, W., Andrews, A.P., New Orleans Geological Society, 1985. *Geology and hydrogeology of the Yucatan and quaternary geology of northeastern Yucatan Peninsula*. Published by New Orleans Geological Society, New Orleans.
- Weng, C., Bush, M.B., Silman, M.R., 2004. An analysis of modern pollen rain on an elevational gradient in southern Peru. *J. Trop. Ecol.* 20, 113–124. doi:10.1017/S0266467403001068
- Williams, J.W., Blois, J.L., Shuman, B.N., 2011. Extrinsic and intrinsic forcing of abrupt ecological change: case studies from the late Quaternary. *Journal of Ecology* 99, 664–677. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01810.x
- Williams, J.W., 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
- Willis, K.J., Birks, H.J.B., 2006. What is natural? The need for a long-term perspective in biodiversity conservation. *Science* 314, 1261–1265. doi:10.1126/science.1122667
- Wright, J.S., 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130, 1–14. doi:10.1007/s004420100809
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292, 686–693. doi:10.1126/science.1059412