



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Distribución de los espectros de polen y la
vegetación parental en el espacio ambiental de
una región del Norte de América tropical

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

Eduardo Alexis López Esquivel



Director de Tesis:
Dr. Yohan Alexander Correa Metrio

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de datos del jurado

1. Datos del alumno
López
Esquivel
Eduardo Alexis
55 65 84 16 89
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
31322314-7
2. Datos del tutor
Dr.
Yohan Alexander
Correa
Metrio
3. Datos del sinodal 1
Dr.
Juan José
Morrone
Lupi
4. Datos del sinodal 2
Dr.
Jorge Arturo
Meave
del Castillo
5. Datos del sinodal 3
Dra.
Mercedes Isolda
Luna
Vega
6. Datos del sinodal 4
Dra. en CT.
Blenda Dayenari
Caballero
Rodríguez
7. Datos del trabajo escrito
Distribución de los espectros de polen y la vegetación parental en el espacio ambiental de una región del Norte de América tropical
100 pp.
2021

A mi mamá, más que nadie, por no darse por vencida ante nada,
especialmente conmigo

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

Esta tesis existe gracias a muchos tipos de apoyo.

Esta tesis fue financiada por el proyecto CONACYT 256406 “Los últimos 2,000 años en el centro de México: puntos de inflexión en las respuestas de la vegetación a los forzamientos ambientales”.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por toda la educación e instalaciones que me brindo a lo largo de ocho años.

Al Dr. Alexander Correa-Metrio por la pasión y todo el tiempo dedicado a mi desarrollo académico.

A mis compañeras y compañeros del Laboratorio, Dayenari, Cecilia, Alejandra, Melisa, Mauricio, Melbi, Emmanuel, Gustavo y Carlos; por su excelente compañía y amistad dentro y fuera de la UNAM.

Al M. en C. León Felipe Álvarez-Sánchez por la pasión y todo el tiempo dedicado a mi desarrollo académico.

A todo el equipo de trabajo de la Unidad de Informática Marina (UNINMAR) de la UNAM, Sylvia, Esmeralda, Saúl, Pavel y Guillermo; por brindarme su compañía y amistad dentro y fuera de la UNAM.

Al Dr. Juan José Morrone Lupi, al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo y a la Biól. Yukiko María Antonieta Sakurai Kiyono por brindarme el apoyo para concluir mi carrera.

A la Dra. Dayenari Caballero-Rodríguez y al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, quienes me acompañaron a lo largo de este proceso, supervisando los avances y otorgando valiosos comentarios que contribuyeron al enriquecimiento y la finalización satisfactoria de esta tesis. Agradezco el tiempo y paciencia que me brindaron.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

En el afán de agradecer todo el apoyo que gente me ha brindado. Me enorgullece mucho otorgar la mención honorífica a estos tres seres humanos.

En primer lugar, debo de señalar al Dr. Alexander Correa-Metrio, porque además de su enorme paciencia, pronta adopción, disponibilidad, orientación y familiaridad conmigo. Desde el primer momento que llegué con él, empeñó todo su tiempo en mí para formarme como ser humano.

En segundo lugar, menciono al M. en C. León Felipe Álvarez-Sánchez, ya que me brindó apoyo, familiaridad, orientación y herramientas en una época muy difícil durante mi formación académica y personal. Muchos de mis errores de vida fueron resueltos gracias al apoyo de él.

En tercer lugar, no debo de olvidar al Dr. Frank Raúl Gío-Argáez, pues nada de lo que he logrado no hubiera sido posible sin su apoyo y experiencia.

Sinceramente, estoy súper agradecido con la vida por el haberme dado la oportunidad de conocer, convivir día a día y compartir conversaciones ñoñas y personales con estos tres seres humanos. Gracias por enseñarme a mirar con otros ojos, a percibir con todos mis sentidos, a amar de una manera distinta y, sobre todo, por inspirarme a ser mejor persona cada día. Nunca dejaré de amarlos.

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2
1. Introducción.....	3
2. Antecedentes.....	5
2.1 El polen.....	5
2.2 La polinización	6
2.3 La relación entre los espectros de polen y el ambiente en el extremo norte de América tropical	8
2.4 El modelado de envoltura bioclimática	13
2.5 Aplicación de los modelos de envoltura bioclimática con datos polínicos.....	14
3. Área de estudio.....	17
3.1 Geología.....	17
3.2 Clima.....	18
3.3 Hidrología.....	20
3.4 Vegetación.....	21
4. Preguntas de investigación.....	27
5. Hipótesis.....	28
6. Objetivos.....	29
6.1 Objetivo general.....	29
6.2 Objetivos particulares.....	29
7. Método.....	30
7.1 Bases de datos.....	31
7.1.1 Datos polínicos.....	31
7.1.2 Registros de presencia de la vegetación moderna.....	35
7.1.3 Datos bioclimáticos.....	35
7.2 Análisis de datos.....	36
7.2.1 Autocorrelación espacial de los datos polínicos.....	36

7.2.2	Análisis de componentes principales de los datos bioclimáticos.....	37
7.2.3	Modelado de envoltura bioclimática	37
7.2.4	Comparación de los modelos de envoltura bioclimática	39
8.	Resultados.....	40
8.1	Selección de variables predictivas.....	40
8.2	Envoltura bioclimática del área de estudio	41
8.3	Autocorrelación espacial de los taxones palinológicos.....	43
8.4	Envolturas bioclimáticas de los taxones palinológicos y de la vegetación parental.....	47
8.5	Diferencia entre las envolturas bioclimáticas de los taxones palinológicos y de la vegetación parental.....	53
9.	Discusión.....	56
9.1	Envoltura bioclimática regional.....	56
9.2	Autocorrelación espacial de los taxones palinológicos.....	57
9.3	Envolturas bioclimáticas de los taxones palinológicos y de la vegetación parental.....	58
9.4	Relación polen-vegetación de los taxones arbóreos del extremo norte de América tropical.....	61
10.	Conclusiones.....	64
11.	Referencias.....	68
12.	Apéndice I.....	89
13.	Apéndice II.....	90
14.	Apéndice III.....	99

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio.....	17
Figura 2. Tipos de vegetación del área de estudio	23
Figura 3. Proceso de modelado y comparación de las envolturas bioclimáticas de los espectros de polen y la vegetación parental.....	30
Figura 4. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo en el área de estudio.....	32
Figura 5. Diagramas de porcentaje de polen de muestras de la interfase agua-sedimento de 224 cuerpos de agua.....	33
Figura 6. Análisis de componentes principales de la base de datos bioclimáticos registrados para el área de estudio.....	40
Figura 7. Envoltura bioclimática del área de estudio.....	42
Figura 8. Envolturas bioclimáticas del polen y de la vegetación parental de taxones arbóreos del extremo norte de América tropical.....	49
Figura 9. Diferencia entre las envolturas bioclimáticas del polen y de la vegetación parental de taxones arbóreos del extremo norte de América tropical.....	54
Figura 10. Relación polen-vegetación de taxones arbóreos del extremo norte de América tropical.....	67

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Origen biogeográfico, mecanismo de polinización y rango de autocorrelación espacial de los taxones palinológicos.....	44
---	----

Resumen

El clima es el principal factor que determina la distribución y la composición de la vegetación en el tiempo y el espacio. Los espectros de polen producidos por la vegetación suelen estar estrechamente asociados con la distribución de la vegetación y, por ende, con el clima. Los granos de polen y las esporas fósiles ofrecen registros de los cambios paleoambientales de la Tierra. Estos registros aportan información valiosa para el entendimiento del complejo sistema climático terrestre, brindan un marco para contextualizar el cambio climático de origen antropogénico, y sientan las bases para mejorar las predicciones sobre la respuesta de la biota ante determinados escenarios ambientales. No obstante, los mecanismos de polinización de las plantas provocan una desproporción en la representatividad de cada taxón vegetal en los espectros de polen, tanto fósil como moderno; mientras que, taxones vegetales polinizados por animales tienden a producir pequeñas cantidades de polen, los que son polinizados por el viento o el agua suelen producir grandes cantidades de polen para asegurar su polinización. Así, mientras que, los primeros suelen estar subrepresentados en los espectros de polen, los últimos están generalmente sobrerrepresentados. El entendimiento de la asociación entre los espectros de polen y la vegetación es fundamental para hacer mejores interpretaciones paleoambientales y biogeográficas de los registros fósiles. Mediante el modelado de la envoltura bioclimática del polen y de la vegetación parental de algunos taxones vegetales del extremo norte de América tropical, en este estudio se evaluó el grado de disimilitud entre ambas envolturas. Los resultados revelan que *Abies*, *Alchornea*, *Arecaceae*, *Bignoniaceae*, *Brosimum*, *Byrsonima*, *Cassia*, *Cecropia*, *Clusiaceae*, *Convolvulaceae*, *Cordia*, *Dodonaea*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Ficus*, *Fraxinus*, *Machaerium*, *Malpighiaceae*, *Malvaceae*, *Meliaceae*, *Moraceae*, *Myrica*, *Paullinia*, *Quercus*, *Sapium*, *Sapotaceae*, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia* y *Zanthoxylum* comparten una estrecha relación polen-vegetación. Por lo tanto, estos taxones palinológicos tienen un gran potencial para reconstruir la paleotemperatura y la paleoprecipitación en el norte de América tropical durante el Cuaternario.

Palabras clave: Espectros de polen, Polinización, Cuerpos de agua, Envoltura bioclimática, Extremo norte de América tropical

Abstract

Climate is the main factor determining the distribution and composition of vegetation in time and space. Pollen spectra associated with plant communities are often tightly associated with the distribution of vegetation, and, therefore, with the climate. Both fossil pollen grains and spores in sedimentary sequences provide records of Earth's palaeoenvironmental changes. These records provide valuable information for understanding the complex terrestrial climate system, provide a framework to contextualize anthropogenic climate change, and lay the foundations to improve predictions on the response of biota to diverse environmental scenarios. However, pollination mechanisms of plants cause a disproportionate representativeness of the different plant taxa in both fossil and modern pollen spectra; while animal-pollinated plant taxa tend to produce low amounts of pollen, those pollinated by wind and water tend to produce large amounts of pollen to ensure pollination. Thus, whereas the former are usually subrepresented in pollen spectra, the latter are usually overrepresented. Understanding the association between pollen spectra and vegetation is essential to make better paleoenvironmental and biogeographic interpretations of the fossil record. By modeling the bioclimatic envelope of pollen and parental vegetation of some plant taxa from far northern tropical America, the degree of dissimilarity between the two envelopes was evaluated in this study. The results reveal that *Abies*, *Alchornea*, *Arecaceae*, *Bignoniaceae*, *Brosimum*, *Byrsonima*, *Cassia*, *Cecropia*, *Clusiaceae*, *Convolvulaceae*, *Cordia*, *Dodonaea*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Ficus*, *Fraxinus*, *Machaerium*, *Malpighiaceae*, *Malvaceae*, *Meliaceae*, *Moraceae*, *Myrica*, *Paullinia*, *Quercus*, *Sapium*, *Sapotaceae*, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia* and *Zanthoxylum* share a close pollen-vegetation relationship. Therefore, these palynological taxa have the highest potential to reconstruct paleotemperature and paleoprecipitation in northern tropical America through the Quaternary.

Key words: Pollen spectra, Pollination, Water bodies, Bioclimatic envelopes, Far northern tropical America

1. Introducción

La distribución y la composición de la vegetación están estrechamente vinculadas a la variabilidad del clima en el tiempo y el espacio (Birks y Birks, 1980; Delcourt y Delcourt, 1991; Woodward, 1987). En escalas temporales de millones de años, dichos cambios se dan a través de procesos de adaptación, mientras que, en escalas de tiempo de milenios o lustros, los cambios se materializan principalmente a través de la migración (Gentry, 1982; Graham, 2010; Jaramillo, 2018). En ambos escenarios, los granos de polen y las esporas han sido una herramienta valiosa para entender los procesos de cambio de la vegetación (*e.g.*, Caballero-Rodríguez *et al.*, 2017; Carvalho *et al.*, 2021; Correa-Metrio *et al.*, 2013; Jaramillo *et al.*, 2006; Franco-Gaviria *et al.*, 2018b).

Muchos de los granos de polen y esporas, que son liberados al ambiente por las plantas, no cumplen con su función reproductiva (Bush y Rivera, 1998). Los granos de polen y esporas que no se utilizan de manera efectiva para los propósitos reproductivos son en última instancia depositados en las cuencas sedimentarias (Chevalier *et al.*, 2020). Gracias a la composición química de los granos de polen y las esporas, estos se conservan en los depósitos sedimentarios por hasta millones de años, lo que permite que sean tradicionalmente utilizados para reconstruir la vegetación y el clima del entorno local y regional (*e.g.*, Cárdenes-Sandí *et al.*, 2019; Correa-Metrio *et al.*, 2012b). Sin embargo, las interpretaciones paleoambientales y biogeográficas basadas en el polen están condicionadas por la representatividad de la vegetación en los espectros de polen, tanto fósil como moderno (Fægri, 1966). Dicho condicionamiento, es regularmente resultado de los mecanismos de polinización de las plantas (Bush, 1995; Bush y Rivera, 2001; Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997); mientras que, taxones vegetales polinizados por agentes abióticos tienden a producir grandes cantidades de polen para asegurar el éxito de la polinización, los que son polinizados por agentes bióticos suelen producir pequeñas cantidades de polen, dado el transporte direccionado que ofrecen los vectores involucrados (Bush, 1995; Bush y Rivera, 2001). Además, algunos taxones vegetales (*e.g.*, Agavaceae, Heliconiaceae, Iridaceae, Orchidaceae) nunca alcanzan a representarse en los espectros de polen, ya que la fragilidad de su polen impide que este se preserve a través del tiempo (Havinga, 1967; Hicks, 2006).

En este contexto, es claro que la relación polen-vegetación es muy compleja y que está mediada por numerosos agentes bióticos y abióticos. Si bien, en todo el mundo se han hecho investigaciones enfocadas en la relación polen-vegetación de taxones vegetales (*e.g.*, Bartlein *et al.*, 1986; Grabandt, 1980; Islebe y Hooghiemstra, 1995; Minckley *et al.*, 2008; Salgado-Labouriau, 1979; Urrego *et al.*, 2011), la mayoría de ellos están centrados en un determinado territorio, aun cuando es bien sabido que para las plantas no existen límites políticos en su distribución y, por ende, en su polinización.

El objetivo del presente estudio fue aportar información sobre la relación polen-vegetación de algunos taxones vegetales del extremo norte de América tropical, por medio del modelado y la comparación de las envolturas bioclimáticas de los espectros de polen y la vegetación parental. Esta tesis se desarrolló bajo el supuesto de que el clima define en gran medida la distribución y la composición de la vegetación, así como de sus espectros de polen asociados, en el tiempo y el espacio (*e.g.*, Caballero-Rodríguez *et al.*, 2018; Correa-Metrio *et al.*, 2012a; Gentry, 1988; Holdridge *et al.*, 1971; Jaramillo y Cárdenas, 2013; Whittaker, 1975; Williams *et al.*, 2018). En términos generales, se buscó resolver una pregunta de investigación clave para la interpretación de los registros de polen fósil: ¿en qué medida los espectros de polen del extremo norte de América tropical reflejan a la vegetación parental en el espacio ambiental regional?

2. Antecedentes

2.1 El polen

La palabra polen proviene del griego *palunein* que significa espolvorear y es análoga a la palabra latina *pollen-inis* que significa polvo fino (Hyde y Williams, 1944). En la antigüedad ya se sabía comúnmente que las plantas producían un material parecido al polvo que facilitaba su reproducción (de Klerk, 2018). Linneo, en su obra *Sponsalia Plantarum* publicada en 1747, fue el primero que utilizó a la palabra polen, como término científico, para describir al material reproductivo de las plantas (*i.e.*, los granos de polen y las esporas) (Sáenz de Rivas, 1978). Los granos de polen son estructuras que contienen los gametofitos masculinos de las plantas con semilla (*i.e.*, angiospermas y gimnospermas). Para las angiospermas, la producción de los granos de polen sucede en los estambres de las flores y para las gimnospermas en los conos (Mauseth, 2016). Las esporas son estructuras de reproducción asexual que constituyen la fase gametofítica de las plantas sin semilla (*i.e.*, pteridofitas y briofitas). Para las pteridofitas, la producción de las esporas ocurre en los soros y para las briofitas en las cápsulas (Mauseth, 2016).

El tamaño de los granos de polen y las esporas es microscópico, variando generalmente entre 1 μm (0.001 mm) y 100 μm (0.1 mm) (Bennet y Wills, 2002). Las características morfológicas de los granos de polen y las esporas (*i.e.*, forma, tamaño, polaridad, tipo de abertura, ornamentación, entre otras) permiten su identificación taxonómica a diferentes niveles, ofreciendo una aproximación a la vegetación que les dio origen (Erdtman, 1952; Traverse, 2008). Los estudios palinológicos casi nunca alcanzan el nivel de especie en la identificación taxonómica (Bush *et al.*, 2020). De esta manera, los espectros de polen son un reflejo de la vegetación, aunque indirecto e incompleto (Goring *et al.*, 2013).

Los granos de polen y las esporas poseen una pared protectora de dos capas: una interior (intina), compuesta por celulosa, y otra externa (exina), formada por quitina y esporopolelina (Bennet y Wills, 2002). La esporopolelina es un biopolímero resistente a la acción de sustancias ácidas y alcalinas y puede resistir temperaturas de hasta 300 °C (Books y Shaw, 1998; Erdtman, 1960; Fraser *et al.*, 2012). Por esta razón, durante el proceso de fosilización, mientras que, la intina se degrada, la exina se preserva (Havinga, 1967). Así,

los ambientes donde el polen y sus características diagnósticas taxonómicas se preservan mejor a través del tiempo, presentan por lo regular condiciones ácidas y anóxicas (Havinga, 1967; Hicks, 2006). Los cuerpos de agua, los musgos y las bromelias son ambientes con condiciones fisicoquímicas ideales para la preservación de los granos de polen y las esporas (Bush, 1991; Castro-López *et al.*, 2020; Osorio-Pascual y Quiroz-García, 2009; Urrego *et al.* 2011). El conjunto de granos de polen y esporas de diferentes fuentes geográficas conforma un ensamble de polen (espectro de polen) que se asocia a la diversidad florística regional (Bush, 1991).

2.2 La polinización

El proceso de polinización se refiere a la transferencia de gametos masculinos hacia órganos sexuales femeninos en las plantas (Erdtman, 1969). Dicho proceso es crucial para que se lleve a cabo la reproducción sexual y, por ende, el intercambio genético de las plantas (Ramos y Schiestl, 2019). Darwin (1862) estableció, con base en su teoría de la selección natural, la idea central de que el proceso de polinización en las plantas es el resultado de relaciones coevolutivas entre la vegetación y el ambiente. Así mismo, la polinización es el proceso que permite a la vegetación persistir en un lugar determinado (Baker, 1963; Barret *et al.*, 1996; Stebbins, 1970). La incapacidad de las plantas para movilizar su información genética de manera activa ha propiciado la evolución de adaptaciones que les permita dispersar a los granos de polen y las esporas (Barret, 2003; Richards, 1997).

En términos de las adaptaciones encaminadas a facilitar la dispersión de los granos de polen y las esporas de las plantas, estas pueden ser clasificadas en tres grupos. En primer lugar, se ubica el mecanismo de polinización por agentes abióticos. En este caso, el viento o el agua son los encargados de efectuar la polinización de las plantas. Por lo tanto, es necesaria la producción de grandes cantidades de polen, dada la naturaleza altamente aleatoria del proceso (Andersen, 1974; Cox *et al.*, 1988; Tormo *et al.*, 1996). El segundo mecanismo de polinización es el realizado por agentes bióticos. En este caso, las plantas utilizan a algunos animales como vectores, los cuales son con frecuencia atraídos por recompensas energéticas y de muchos otros tipos (Fleming y Sosa, 1994; Janzen, 1976; Richards, 1997). Los polinizadores abarcan una gran diversidad de insectos, como abejas,

avispas, escarabajos, mariposas y moscas, y algunos vertebrados como colibríes y murciélagos (Fenster *et al.*, 2004). El proceso de polinización facilitado por animales aumenta significativamente las probabilidades de éxito reproductivo. De manera que, taxones vegetales polinizados por animales producen pequeñas cantidades de polen. En tercer lugar, se distingue el mecanismo de polinización ambófilo. En este caso, la polinización de las plantas se realiza simultáneamente o secuencialmente tanto por agentes abióticos como por agentes bióticos, lo que resulta en una producción variable de polen a través del tiempo (Bullock, 1994; Bush y Rivera, 1998, 2001; Stelleman, 1984).

Aunque los granos de polen y las esporas son liberados al ambiente por las plantas en su proceso reproductivo, la enorme mayoría de estas estructuras no cumple esta finalidad (Bush y Rivera, 1998). El polen que no cumple con su función reproductiva es dispersado en el espacio por agentes como el agua o el viento, constituyendo una fuente permanente de material de origen biológico en un espacio determinado (Chevalier *et al.*, 2020). Se conoce como lluvia de polen a los granos de polen y las esporas que son depositados en un lugar y época del año particular, y la manera en la que las pautas de depositación cambian a través del ciclo anual (*e.g.*, Osorio-Pascual y Quiroz-García, 2009). El término espectro de polen, por su parte, se refiere a la composición y la estructura del ensamble de polen, pero a diferencia de la lluvia de polen, el espectro de polen no considera una estructura temporal en la pauta de depositación (*e.g.*, Bush, 1991; Islebe y Hooghiemstra, 1995; Correa-Metrio *et al.*, 2011; Urrego *et al.*, 2011).

Las plantas polinizadas por agentes abióticos producen normalmente grandes cantidades de polen para asegurar la polinización (Bush, 1995; Bush y Rivera, 2001; Friedman y Barrett, 2009; Tormo *et al.*, 1996). El polen de las plantas polinizadas por agentes abióticos suele ser pequeño, de cubierta lisa y escasamente ornamentado, lo cual resulta en una menor resistencia al aire (Erdtman, 1969). En el caso de los árboles, el polen se libera a gran altura, lo que incrementa la capacidad de dispersión en el espacio, dada una mayor probabilidad de encontrarse con ráfagas de viento (Richards, 1997). Por estas razones, los taxones vegetales polinizados por agentes abióticos están habitualmente sobrerrepresentados en los espectros de polen depositados en sus zonas de influencia.

En cuanto a la asociación con animales para la polinización, la evidencia demuestra que las características morfológicas (*i.e.*, forma y tamaño) y el comportamiento (*i.e.*, ritmos biológicos) de los polinizadores han evolucionado de manera paralela a la diversificación de las plantas (Herrera, 1988; Richards, 1997; Stiles, 1981). Esta larga historia evolutiva ha generado relaciones generalistas y especialistas entre las plantas y sus polinizadores (Baker y Hurd, 1968; Fenster *et al.*, 2004; Gómez y Zamora, 1999; Stebbins, 1970; Waser *et al.*, 1996). En consecuencia, el polen de las plantas polinizadas por agentes bióticos suele ser grande, de cubierta gruesa y ornamentado, lo que le permite engancharse a la superficie de los animales con mayor facilidad (Erdtman, 1969). Las plantas polinizadas por agentes bióticos suelen producir pequeñas cantidades de polen, dado el transporte direccionado que ofrecen los vectores involucrados (Bush, 1995; Bush y Rivera, 2001). Así, los taxones vegetales polinizados por agentes bióticos resultan usualmente subrepresentados en los espectros de polen regionales.

2.3 La relación entre los espectros de polen y el ambiente en el extremo norte de América tropical

Las relaciones entre el polen y la vegetación y, por ende, con el clima han sido reportadas para una gran variedad de ecosistemas en todo el mundo (*e.g.*, Gajewski *et al.*, 2002; Punyasena, 2008). A nivel de taxón vegetal, existe una relación sistemática entre su abundancia relativa en los espectros de polen y algunos atributos ambientales a una escala espacial “fina” (*e.g.*, Urrego *et al.*, 2011). A nivel de comunidad vegetal, el carácter multivariado de los espectros de polen permite la distinción de tipos de vegetación, aunque se refleja mejor la estructura de la vegetación que su composición (*e.g.*, Bush, 1991; Correa-Metrio *et al.*, 2011; Rodgers y Horn, 1996). El entendimiento de la asociación entre los espectros de polen y la vegetación es fundamental para estudiar las pautas paleoecológicas y biogeográficas reflejadas por la evidencia sedimentaria (*e.g.*, Bush *et al.*, 2001; Correa-Metrio *et al.*, 2011). Por otra parte, el entendimiento de la asociación entre los espectros de polen y el clima robustece el uso de la palinología como una herramienta consistente para la estimación paleoclimática durante el Cuaternario (*e.g.*, Markgraf *et al.*, 2002; Seppä *et al.*, 2004). El Cuaternario es el último periodo de la historia geológica de la Tierra y está formado por dos épocas geológicas, el Holoceno y el Pleistoceno. El Holoceno

abarca desde hace unos 11,700 años antes del Presente al Presente, con el Presente en el 1 de enero de 1950 (Cohen *et al.*, 2013). El Pleistoceno abarca desde hace unos 2.588 millones de años antes del Presente hasta hace unos 12,000 años antes del Presente (Cohen *et al.*, 2013).

Hasta ahora, numerosos trabajos de investigación desarrollados en el extremo norte de América tropical han abordado el estudio de los espectros de polen, tanto desde la perspectiva de la vegetación (*e.g.*, Castro-López *et al.*, 2020; Lozano-García, 1984), como desde la perspectiva climática (*e.g.*, Bush, 2000; Correa-Metrio *et al.*, 2013). A continuación, se resumen algunos trabajos de investigación sobre los espectros de polen en esta región.

Jacobs (1982) estudió en la región límite entre los estados mexicanos de Sinaloa y Nayarit los espectros de polen de cinco tipos de vegetación: el bosque de pino, el bosque tropical caducifolio, el bosque tropical subcaducifolio, el matorral xerófilo y los manglares (modificado de Rzedowski, 1978). Jacobs (1982) reportó que el polen de *Avicennia*, *Bocconia*, *Bursera*, *Conestegia*, Cupressaceae, *Juniperus*, *Laguncularia*, Melastomataceae, *Populus* y *Rhizophora* es buen indicador de la representatividad local de la vegetación parental. Además, Jacobs (1982) encontró que el polen de *Alnus*, Amaranthaceae, Anacardiaceae, Gramineae, Moraceae, *Populus*, *Pinus*, *Quercus* y Urticales tiende a estar sobrerrepresentado en los espectros de polen locales, mientras que, el polen de *Acacia*, *Bauhinia*, *Caesalpinia*, Combretaceae, Erythroxylaceae, *Helicteres*, *Randia* y *Zizyphus* está subrepresentado en dichos espectros de polen.

Lozano-García (1984) estudió en el estado de San Luis Potosí, México, los espectros de polen de tres tipos de vegetación: el bosque de encino, el matorral xerófilo y los pastizales (modificado de Rzedowski, 1978). Lozano-García (1984) reportó que el polen de *Dalea*, *Juglans*, Myrtaceae y *Quercus* es buen indicador de la representatividad local de la vegetación parental. Igualmente, Lozano-García (1984) documentó que el polen de *Alnus*, Anacardiaceae, *Celtis*, Compositae, Cruciferae, *Dodonaea*, Euphorbiaceae, Gramineae, *Pinus*, *Prosopis* y Rosaceae está sobrerrepresentado en los espectros de polen locales, mientras que, el polen de *Agave*, Cycadaceae, *Ephedra*, *Galium*, *Linum*, *Opuntia*, *Salix*, *Sparganium* y *Yucca* está subrepresentado en dichos espectros de polen.

Islebe y Hooghiemstra (1995) estudiaron los espectros de polen de las sierras de Guatemala y reportaron que el polen de *Abies*, *Buddleja*, *Dodonaea*, Ericaceae, *Quercus*, *Hedyosmum*, *Holodiscus* y *Podocarpus* es buen indicador de la representatividad regional de la vegetación parental. Del mismo modo, Islebe y Hooghiemstra (1995) encontraron que el polen de *Alnus*, *Arceuthobium*, Asteraceae, Caryophyllaceae, Cruciferae, Cyperaceae, Ericaceae, *Fuchsia*, *Halenia*, *Hedyosmum*, *Juniperus*, Labiatae, *Myrica*, *Pinus*, Poaceae, Solanaceae, Umbelliferae y Urticaceae tiende a estar sobrerrepresentado en un 70% en los espectros de polen locales, mientras que, el polen de Caprifoliaceae, *Holodiscus*, *Podocarpus* y Rubiaceae está subrepresentado en dichos espectros de polen.

Rodgers y Horn (1996) estudiaron en Costa Rica los espectros de polen de cinco tipos de vegetación: el bosque de encino, el bosque tropical subcaducifolio, el bosque tropical subperennifolio, el bosque tropical perennifolio y los manglares (modificado de Rzedowski, 1978). Rodgers y Horn (1996) reportaron que el polen de *Anacardium*, *Avicennia*, *Bursera*, *Clusia*, *Guazuma*, *Gunnera*, *Ilex*, *Laguncularia*, *Myrica*, *Pentaclethra*, Rhamnaceae, *Rhizophora* y *Sapium* es buen indicador de la representatividad regional de la vegetación parental. Así mismo, Rodgers y Horn (1996) documentaron que el polen de *Acalypha*, *Alchornea*, *Alnus*, Asteraceae, *Cecropia*, Cyperaceae, Fabaceae, *Hedyosmum*, *Iriarteia*, Melastomataceae, Myrtaceae, *Piper*, Poaceae, *Quercus*, Solanaceae, Urticales y *Weinmannia* tiende a estar sobrerrepresentado en un 70% en los espectros de polen locales, mientras que, el polen de *Cordia* y Rubiaceae está subrepresentado en dichos espectros de polen.

Bush (2000) estudió en la cordillera del istmo centroamericano la relación entre los espectros de polen y la vegetación parental en el espacio ambiental regional. Bush (2000) reportó que el polen de *Acalypha*, Anacardiaceae, *Clusia*, Ericaceae, *Ficus*, *Iriarteia*, Malpighiaceae, *Piper*, *Quercus*, *Trema*, *Ulmus* y *Zanthoxylum* comparte una estrecha relación con la vegetación parental en el espacio ambiental regional, mientras que, el polen de *Alnus*, Arecaceae, Asteraceae, *Cecropia*, *Celtis*, Ericaceae, *Ficus*, *Hedyosmum*, *Ilex*, Meliaceae, Melastomataceae, Moraceae Myrtaceae, *Myrica*, Poaceae, *Podocarpus*, *Sapium*, Urticaceae y *Zanthoxylum* comparte una relación difusa con la vegetación parental en el espacio ambiental regional.

Islebe *et al.* (2001) estudiaron en el estado de Quintana Roo, México, los espectros de polen de tres tipos de vegetación: el bosque tropical subcaducifolio, el bosque tropical subperennifolio y el bosque tropical perennifolio (modificado de Rzedowski, 1978). Islebe *et al.* (2001) reportaron que el polen de Acanthaceae, Bignoniaceae, *Bursera*, *Cayaponia*, *Chlorophora*, *Citrilus*, *Coccoloba*, *Croton*, *Enterolobium*, *Lonchocarpus*, Malphigiaceae, *Mimosa*, Palmae, Sapindaceae, Sapotaceae y *Thrinax* comparte una estrecha relación con la vegetación parental. Además, Islebe *et al.* (2001) hallaron que el polen de *Acacia*, Asteraceae, *Heliocarpus*, *Melothria*, Moraceae, Poaceae y Urticaceae tiende a estar sobrerrepresentado en los espectros de polen locales, mientras que, el polen de Anacardiaceae, Apocynaceae, Araceae, *Cecropia*, *Celtis*, *Chlorophora*, Cyperaceae, Malvaceae, *Metopium* y Verbenaceae está subrepresentado en dichos espectros de polen.

Domínguez-Vázquez *et al.* (2004) estudiaron en el estado de Chiapas, México, los espectros de polen de la selva Lacandona. Domínguez-Vázquez *et al.* (2004) reportaron que el polen de *Alnus*, Amaranthaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, *Bursera*, Caryophyllaceae, *Cecropia*, *Croton*, Cyperaceae, Flacourtiaceae, Gutiferae, *Juglans*, Labiatae, Myrsinaceae, *Protium*, *Quercus*, Sapindaceae y Scrophulariaceae es buen indicador de la representatividad local de la vegetación parental. Del mismo modo, Domínguez-Vázquez *et al.* (2004) encontraron que el polen de *Acalypha*, Apocynaceae, Caprifoliaceae, *Clethra*, Compositae, Ericaceae, Euphorbiaceae, Gramineae, Leguminosae, Melastomataceae, Meliaceae, Mimosoideae, Moraceae, *Pinus*, *Piper*, Rubiaceae, Sapotaceae, Solanaceae, Tiliaceae y Ulmaceae tiende a estar sobrerrepresentado en los espectros de polen locales, mientras que, el polen de Anacardiaceae, Boraginaceae, Capparaceae, Celastraceae, Gentianaceae, *Liquidambar*, Malphigiaceae, Malvaceae, *Myrica*, Myrtaceae y Passifloraceae está subrepresentado en dichos espectros de polen.

Osorio-Pascual y Quiroz-García (2009) estudiaron en el estado de Oaxaca, México, la lluvia de polen de la ciudad de Oaxaca de Juárez. Osorio-Pascual y Quiroz-García (2009) reportaron que el polen de *Alnus*, Amaranthaceae-Chenopodiaceae, Asteraceae, *Cupressus*, *Quercus*, *Pinus* y Poaceae tiende a estar sobrerrepresentado en la lluvia de polen de la temporada de lluvias y la temporada de secas de esta ciudad. En la temporada de secas, Osorio-Pascual y Quiroz-García (2009) hallaron que el polen de *Casuarina*, *Eucalyptus*,

Ficus y *Fraxinus* es buen indicador de la representatividad local de la vegetación parental, mientras que, en la temporada de lluvias, el polen de *Acacia*, Agavaceae, *Cassia*, *Mimosa*, *Pseudobombax*, *Salix*, *Serjania* y *Spondias* es buen indicador de la representatividad local de la vegetación parental.

Bhattacharya *et al.* (2011) estudiaron los espectros de polen del noroeste de Belice y reportaron que el polen de *Byrsonima*, Cyperaceae, *Quercus*, Lecythidaceae, Sapindaceae y *Trema* es buen indicador de la representatividad local de la vegetación parental. Del mismo modo, Bhattacharya *et al.* (2011) documentaron que el polen de Arecaceae, Asteraceae, *Bursera*, *Cecropia*, Fabaceae, Malpighiaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Moraceae, Myrtaceae, *Pinus*, *Piper*, Poaceae, *Psychotria* y Sapotaceae tiende a estar sobrerrepresentado en los espectros de polen locales, mientras que, el polen de Amaranthaceae, *Guazuma* y *Viola* está subrepresentado en dichos espectros de polen.

Correa-Metrio *et al.* (2011, 2013) estudiaron en el centro de México y el norte de América Central la distribución del polen a lo largo de gradientes climáticos y biogeográficos regionales, como indicador paleoambiental durante el Cuaternario. Para el norte de América Central, Correa-Metrio *et al.* (2011) reportaron que el polen de *Acacia*, *Alnus*, Amaranthaceae, *Ambrosia*, Bignoniaceae, *Brosimum*, *Bursera*, *Byrsonima*, Caesalpiniaceae, *Faramaea*, *Ficus*, *Hedyosmum*, *Hymenaea*, *Iresine*, *Juglans*, *Juniperus*, *Liquidambar*, *Machaerium*, Melastomataceae, *Mimosa*, Moraceae, *Myrica*, *Myrsine*, *Paullinia*, *Pinus*, *Protium*, *Quercus*, *Sapium*, *Spondias* y *Trema* es buen indicador paleoambiental, ya que el área de distribución geográfica de estos taxones vegetales depende de condiciones ambientales particulares. Por otro lado, Correa-Metrio *et al.* (2011) encontraron que el polen de Asteraceae, *Begonia*, *Cecropia*, Cyperaceae, *Dodonaea*, *Eugenia*, *Gustavia*, *Cordia*, *Hyeronima*, Poaceae, *Tournefortia*, *Ulmus* y *Zanthoxylum* no es buen indicador paleoambiental, dado que el área de distribución geográfica de estos taxones vegetales abarca diversas condiciones ambientales. Para el centro de México, Correa-Metrio *et al.* (2013) documentaron que el polen de *Ambrosia*, Asteraceae, Bignoniaceae, *Bursera*, *Celtis*, Convolvulaceae, *Cyathea*, Fabaceae, *Fraxinus*, *Liquidambar*, Malpighiaceae y *Quercus* es buen indicador paleoambiental, porque el área de distribución geográfica de estos taxones vegetales depende de condiciones ambientales

particulares. En cambio, Correa-Metrio *et al.* (2013) hallaron que el polen de *Acacia*, Brassicaceae, *Cupressus-Juniperus*, *Myrica*, *Pinus*, Poaceae, *Sapium*, *Solanum*, *Ulmus* y Moraceae/Urticaceae no es buen indicador paleoambiental, debido a que el área de distribución geográfica de estos taxones vegetales abarca diversas condiciones ambientales.

Franco-Gaviria *et al.* (2018a) estudiaron en el norte de América Central la distribución del polen a lo largo de gradientes ambientales en función de la influencia humana. Franco-Gaviria *et al.* (2018a) reportaron que el polen de *Ambrosia*, Amaranthaceae, Asteraceae, *Byrsonima*, *Cecropia*, *Celtis*, Clusiaceae, Euphorbiaceae, *Mecadonia*, *Myrica*, Poaceae, Solanaceae y *Zea* permitía la reconstrucción cuantitativa del impacto humano en esta región durante el Holoceno medio y tardío, dado que estos taxones vegetales representan probablemente usos de suelo asociados a la agricultura, los cuales podrían replicarse en el pasado reciente. Del mismo modo, Franco-Gaviria *et al.* (2018a) encontraron que el polen de *Acacia*, *Brosimum*, *Bursera*, *Eugenia*, *Ficus*, *Mimosa*, *Trema*, Sapotaceae y *Vitex* permitía la reconstrucción cuantitativa del clima en esta región durante el Holoceno, porque el área de distribución geográfica de estos taxones vegetales depende de condiciones ambientales particulares.

Castro-López *et al.* (2020) estudiaron en la región límite entre los estados mexicanos de Guanajuato y Michoacán los espectros de polen de tres tipos de vegetación: el bosque de encino, el bosque tropical caducifolio y el matorral xerófilo (modificado de Rzedowski, 1978). Castro-López *et al.* (2020) reportaron que el polen de Amaranthaceae, *Ceiba*, *Croton*, Cyperaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Myrica* y Rubiaceae es buen indicador de la representatividad local de la vegetación parental. Además, Castro-López *et al.* (2020) documentaron que el polen de *Acacia*, *Alnus*, Asteraceae, *Celtis*, *Pinus*, Poaceae, *Prosopis* y *Quercus* está sobrerrepresentado en los espectros de polen locales, mientras que, el polen de *Ipomoea* y Solanaceae está subrepresentado en dichos espectros de polen.

2.4 El modelado de envoltura bioclimática

Los modelos de envoltura bioclimática (Kadmon *et al.*, 2003; Martínez-Meyer, 2005), también conocidos como modelos de superficie de respuesta climática (Bartlein *et al.*, 1986), se basan en parte en la teoría del nicho. En un sentido amplio, la teoría del nicho plantea el conjunto de condiciones ambientales y recursos que un taxón requiere para

mantener poblaciones viables, considerando el impacto que el taxón puede tener sobre los recursos y las interacciones con otros taxones (*sensu* Hutchinson, 1957). El concepto de nicho ha evolucionado a lo largo del tiempo y ha tenido muchas interpretaciones. La palabra nicho proviene del latín *nidus* que significa nido o refugio (Hutchinson, 1978). Grinnell (1917*a, b*, 1924) describió al nicho como las condiciones ambientales definidas a una escala espacial “gruesa” (*e.g.*, la temperatura, la precipitación, la evaporación, el relieve, la radiación solar, las características del suelo) que determinan el área de distribución geográfica de un taxón. Elton (1927) planteó que el nicho se trata del papel activo de los individuos de un taxón en una comunidad, resaltando el concepto de las interacciones bióticas y las dinámicas de consumo de recursos. Según Elton (1927), las interacciones bióticas y las dinámicas de consumo de recursos pueden ser responsables de definir el área de distribución geográfica de un taxón. Hutchinson (1957, 1978) conceptualizó al nicho como un hipervolumen definido por la suma de todas las condiciones ambientales, las interacciones bióticas y las dinámicas de consumo de recursos que hacen posible la supervivencia y la reproducción de un taxón. En este hipervolumen de *n* dimensiones, donde cada dimensión es una variable abiótica o biótica, se distingue entre el nicho fundamental y el nicho observado. El nicho fundamental comprende las condiciones bióticas y abióticas donde el taxón puede potencialmente habitar, mientras que, el nicho observado es más limitado, pues dice las condiciones bióticas y abióticas donde se ha registrado que habita el taxón. Las barreras geográficas, la capacidad de dispersión, las interacciones bióticas negativas y la falta de estudios en la ecología de las especies son el principal factor que impide a un taxón ocupar todo su nicho fundamental (Brown, 1984; Holt, 2009; Maurer y Taper, 2002; MacArthur y Levins, 1964, 1967; Pulliam, 2000).

El modelado de envoltura bioclimática es una técnica utilizada para localizar en el espacio ambiental las zonas ambientales favorables donde las poblaciones de un taxón pueden potencialmente estar presentes y persistir (Austin *et al.*, 1990; Blonder *et al.*, 2014; Broennimann *et al.*, 2012). El modelado de envoltura bioclimática se aproxima a representar el nicho Grinnelliano de un taxón, tomando en consideración las condiciones ambientales de los sitios en donde el taxón está presente (Araújo y Peterson, 2012). De manera general, el modelado de envoltura bioclimática se basa en la descripción estadística de las condiciones ambientales en las cuales prosperan los individuos de un taxón (Kühl *et*

al., 2002). Estas asociaciones se extrapolan al resto del espacio ambiental para obtener una superficie de respuesta ambiental que es interpretada como la probabilidad de persistencia que tiene un taxón en cada zona ambiental (*e.g.*, Bush, 2000; Bush *et al.*, 2020; Punyasena, 2008).

2.5 Aplicación de los modelos de envoltura bioclimática con datos polínicos

Desde el año 2000, los modelos de envoltura bioclimática se han utilizado ampliamente en la biología. Estos modelos se han aplicado a una vasta gama de problemas ecológicos y biogeográficos, tanto básicos como aplicados (Araújo y Peterson, 2012; Guisan y Thuiller, 2005; Manel *et al.*, 2001; Pearson, 2006; Rödder *et al.*, 2011; Varela *et al.*, 2011). Las aplicaciones más comunes de los modelos de envoltura bioclimática están relacionadas con los efectos de las actividades antropogénicas sobre el área de distribución geográfica de las especies (*e.g.*, Téllez-Valdés *et al.*, 2006; Ureta *et al.*, 2011).

Recientemente, se han utilizado modelos de envoltura bioclimática para correlacionar espectros de polen moderno con las condiciones ambientales donde estos están presentes (Chevalier *et al.*, 2020). Las envolturas bioclimáticas de los espectros de polen moderno permiten reconstruir las condiciones ambientales del pasado, con base en los espectros de polen fósil (Bush *et al.*, 2020; Chevalier *et al.*, 2020). Para tal fin, se debe suponer que hay una analogía entre las condiciones ambientales que rigen la distribución espacial y la composición de la vegetación en el presente y las que lo hicieron en el pasado (Overpeck *et al.*, 1985). Dicho de otra manera, los espectros de polen iguales o parecidos implican la prevalencia de las mismas condiciones ambientales (Jackson y Williams, 2004). No obstante, los mecanismos de polinización de las plantas generan una desproporción en la representatividad de cada taxón vegetal en los espectros de polen (Bush, 1995; Bush y Rivera, 2001; Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997). En la medida en que, en la vegetación exista una mezcla de elementos florísticos con distintos mecanismos de polinización, algunos taxones vegetales pueden quedar sobrerrepresentados, subrepresentados, o inclusive ausentes en los espectros de polen (Bush, 1995; Havinga, 1967; Hicks, 2006).

La representatividad de los diferentes taxones vegetales en los espectros de polen plantea desafíos en la interpretación paleoclimática y paleoecológica de los registros fósiles

(Correa-Metrio *et al.*, 2012b; Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997). Estas dificultades podrían superarse con estudios de polen moderno, los cuales proporcionen un medio para conocer la relación entre los espectros de polen moderno y la vegetación regional actual (*e.g.*, Urrego *et al.*, 2011). Los modelos de envoltura bioclimática pueden ser utilizados como herramientas para estimar cuantitativamente la manera en la que los espectros de polen reflejan a la vegetación parental en el espacio ambiental de una región en particular (*e.g.*, Bush, 2000; Punyasena, 2008). En particular, por medio de estos modelos sería posible comparar las envolturas bioclimáticas de los espectros de polen con las envolturas bioclimáticas de la vegetación parental para reconocer los taxones vegetales que guardan una estrecha relación entre sus espectros de polen y la vegetación parental. Igualmente, sería posible identificar las condiciones ambientales asociadas con problemas de representatividad entre los espectros de polen y la vegetación parental.

Los nichos Grinnellianos de plantas y animales, a nivel de especie, se mantienen constantes en periodos geológicos cortos (*e.g.*, desde el Plioceno hasta el presente) (Martínez *et al.*, 2020; Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Martínez-Meyer y Peterson, 2006; Peterson, 2011; Waltari y Guralnick, 2009). Esto no implica necesariamente que el nicho Grinnelliano de las especies de plantas y animales permanezca inalterado a través del tiempo, sino que la tasa de adaptación a ambientes nuevos es relativamente más lenta que el proceso de extinción (Alves *et al.*, 2017; Hawkins *et al.*, 2006; Holt, 2009; Peterson *et al.*, 1999). Si la evolución de los nichos Grinnellianos de las especies de plantas es parcialmente lenta, entonces las envolturas bioclimáticas de los géneros y las familias de plantas, que comparten una estrecha relación entre los espectros de polen y la vegetación parental, son óptimas de emplear para reconstruir parámetros paleoclimáticos regionales, como la temperatura y la precipitación, durante el Cuaternario.

3. Área de estudio

El norte de América tropical es una región localizada entre el trópico de Cáncer y la línea del Ecuador (Jackson *et al.*, 1996). Su extensión territorial va desde el centro-norte de México, pasa a través de América Central y llega en el sur hasta el norte de Brasil en América del Sur. En este contexto geográfico, nuestra área de estudio se delimitó espacialmente entre las latitudes 13° y 22° N y las longitudes 86° a 106° O, abarcando la parte centro-sur de México, la totalidad de Guatemala, Belice y El Salvador, y una buena porción de Honduras (Figura 1). A continuación, se abunda en algunos aspectos generales de la región.

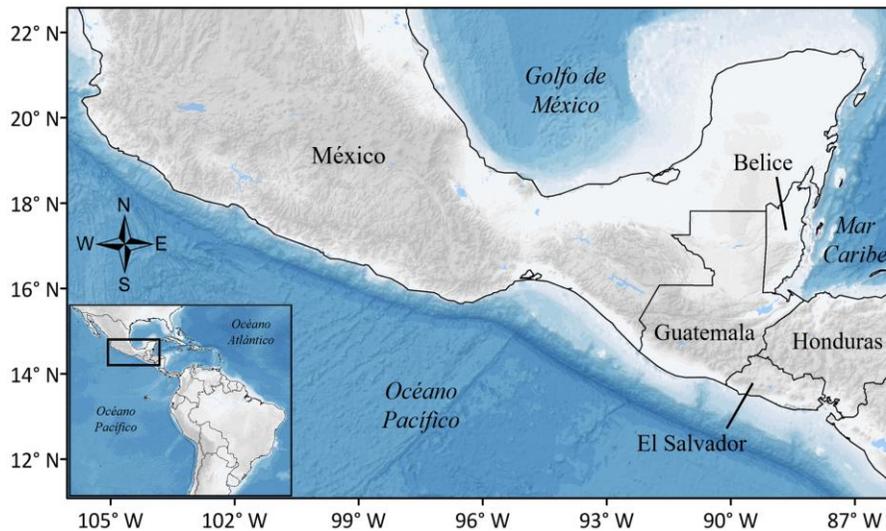


Figura 1. Área de estudio (modificado de UNINMAR, 2013).

3.1 Geología

El área de estudio forma parte de la placa tectónica de América del Norte, la cual se encuentra en contacto y constante interacción con las placas tectónicas del Caribe, de Cocos y del Pacífico (Dengo, 1968; Morán-Zenteno, 1994; Ordoñez, 1941). En el aspecto tectónico, el área de estudio muestra durante las eras Paleozoica y Mesozoica actividad volcánica intensa, la cual se acentúa en la era Cenozoica (Dengo, 1968; Morán-Zenteno, 1994; Ordoñez, 1941). En términos geológicos, el área de estudio está fundamentalmente constituida por rocas metamórficas e ígneas originadas a principios o mediados de la era Paleozoica (Dengo, 1968; Morán-Zenteno, 1994; Ordoñez, 1941). Los depósitos de lava y

de cenizas volcánicas de la era Cenozoica son comunes en las regiones de la vertiente del Pacífico y el norte del área de estudio (Morán-Zenteno, 1994; Ordoñez, 1941). La región correspondiente a la vertiente del Atlántico es rica en sedimentos aluviales de la era Cenozoica, tanto continentales como marinos (Dengo, 1968; Morán-Zenteno, 1994; Ordoñez, 1941). En la parte septentrional de la península de Yucatán abundan los depósitos de calizas (*i.e.*, rocas dominadas por CaCO_3) de la era Cenozoica, mientras que, en su parte meridional lo hacen rocas metamórficas y sedimentarias de la era Mesozoica (López-Ramos, 1973; Ordoñez, 1941). En el sur del área de estudio se presentan afloramientos de rocas sedimentarias de la era Paleozoica e intrusiones de rocas metamórficas e ígneas de las eras Mesozoica y Cenozoica, respectivamente (Dengo, 1968; Morán-Zenteno, 1994; Ordoñez, 1941).

3.2 Clima

Según la clasificación climática de Köppen-Geiger, el área de estudio comprende nueve zonas climáticas: la polar (ET), la fría-seca (Cwc), la fría-semiseca (Cwb), la fría-semihúmeda (Cwa), la fría-húmeda (Cfa y Cfb), la cálida-seca (BWh), la cálida-semiseca (BSh y BSk), la cálida-semihúmeda (Aw) y la cálida-húmeda (Af y Am) (modificado de Beck *et al.*, 2018). El clima polar (ET) se presenta en la cima de las montañas más altas del área de estudio (modificado de Beck *et al.*, 2018). Los climas frío-seco (Cwc), frío-semiseco (Cwb) y frío-subhúmedo (Cwa) ocurren en el norte y el interior del área de estudio, a altitudes mayores de 2,000 m s.n.m. (modificado de Beck *et al.*, 2018). El clima frío-húmedo (Cfa y Cfb) se distribuye en el sur del área de estudio, a altitudes mayores de 2,000 m s.n.m. (modificado de Beck *et al.*, 2018). Los climas cálido-seco (BWh) y cálido-semiseco (BSk y BSh) se ubican en el norte del área de estudio y en algunos tramos de las vertientes del Pacífico y del Atlántico (*e.g.*, la cuenca del río Balsas y la península de Yucatán) (modificado de Beck *et al.*, 2018). Los climas cálido-subhúmedo (Aw) y cálido-húmedo (Af y Am) suceden a lo largo de las vertientes del Pacífico y del Atlántico, a altitudes menores de 2,000 m s.n.m. (modificado de Beck *et al.*, 2018).

Las temperaturas medias anuales varían entre 2.04 y 28.8 °C en el área de estudio (Hijmans *et al.*, 2005). Dado que la altitud induce una disminución en la temperatura media anual de 4.8 °C por cada kilómetro de ascenso en el terreno (Apéndice I), el paisaje

montañoso de la región es determinante en la definición de los gradientes de temperatura. La región comprende montañas que rebasan los 4,000 m s.n.m.; entre las cuales se encuentran el volcán Citlaltépetl (5,636 m s.n.m.), el volcán Popocatepetl (5,426 m s.n.m.), el volcán Iztaccíhuatl (5,230 m s.n.m.), el volcán Xinantécatl (4,680 m s.n.m.), el volcán Matlalcuéyetl (4,464 m s.n.m.), el volcán nevado de Colima (4,265 m s.n.m.), el volcán Tajumulco (4,220 m s.n.m.) y el volcán Tacaná (4,060 m s.n.m.). Esto representa una diferencia en temperatura de más de 20 °C solamente debido al cambio en la altitud entre la cima de las montañas más altas y su base, que pueden presentarse en distancias menores de 50 km. La mayoría de los valles intermontanos se sitúan en altitudes cercanas a 2,000 m s.n.m. (Campbell, 1999; Körner y Spehn, 2002).

La pauta de distribución de la temperatura regional varía en un esquema estacional (Rholi y Vega, 2012). Durante el verano boreal, la región se caracteriza por presentar temperaturas anuales máximas (Hijmans *et al.*, 2005). Por otro lado, durante el invierno boreal, sucede un marcado descenso en la temperatura regional de 2 °C, mismo que es más evidente en el interior del área de estudio y en la vertiente del Atlántico que en la vertiente del Pacífico (Hijmans *et al.*, 2005).

El área de estudio está rodeada de tres grandes masas marinas que son su principal fuente de humedad: el golfo de México y el mar Caribe en su borde oriental y el océano Pacífico en su borde occidental. Este aporte de humedad marina se ve obstaculizado en algunas regiones por la sombra de lluvia orográfica, creando zonas áridas en el interior del área de estudio que contrastan con las vertientes del Pacífico y el Atlántico, las cuales son más húmedas (Campbell, 1999; Körner y Spehn, 2002; Rzedowski, 1978). La precipitación en el área de estudio varía entre 260 y 5,375 mm anuales (Hijmans *et al.*, 2005). La distribución de la misma sigue una pauta que refleja cambios latitudinales y altitudinales (Rholi y Vega, 2012). Las regiones con latitudes y altitudes altas se asocian usualmente valores bajos de precipitación anual, mientras que, las regiones con latitudes y altitudes intermedias o bajas se asocian valores altos de precipitación anual (Hijmans *et al.*, 2005; Rholi y Vega, 2012).

La pauta de distribución de la precipitación regional está estrechamente ligada al desplazamiento estacional de la Zona Intertropical de Convergencia (ZITC) (Schneider *et*

al., 2014; Winter *et al.*, 2015). Esta banda circumglobal de baja presión atmosférica varía en un esquema estacional (Higgins *et al.*, 1998; Schneider *et al.*, 2014). Durante el verano boreal, la región se distingue por presentar un máximo de precipitación, ya que los vientos que transportan humedad desde las masas marinas dominan a medida que la ZITC se desplaza hasta su posición más norteña (Giannini *et al.*, 2000; Monsiño-Alemán y García, 1974; Winter *et al.*, 2015). Por otra parte, durante el invierno boreal, ocurren algunas lluvias y aguanieves asociadas a frentes fríos provenientes del sur de Canadá y el norte de los Estados Unidos (Monsiño-Alemán y García, 1974). A medida que la ZITC se acerca hacia la línea del Ecuador, en la mayor parte del área de estudio comienzan a predominar condiciones de menor humedad (Giannini *et al.*, 2000; Higgins *et al.*, 1998; Monsiño-Alemán y García, 1974).

3.3 Hidrología

La alta diversidad geomorfológica y climática del área de estudio ha permitido la formación de numerosos cuerpos de agua. Los cuerpos de agua incluyen lagos, cenotes, ríos, estanques, lagunas, turberas, manantiales, entre otros (Arriaga *et al.*, 2000; Lewis, 1996; Löffler, 1972). Mientras que el 70% de los cuerpos de agua del área de estudio se localizan por debajo de los 500 m s.n.m., el 5% se ubica por encima de los 2,000 m s.n.m. (Arriaga *et al.*, 2000; Lewis, 1996; Löffler, 1972).

Se estima que en el área de estudio existen 10,000 lagos y lagunas (Arriaga *et al.*, 2000; Lewis, 1996; Löffler, 1972), la mayoría de ellos (>60%) con una superficie de entre 1 y 10 ha (Escobar *et al.*, 2020). Entre los lagos y las lagunas destacan el lago Chalco, el lago Chapala, el lago Pátzcuaro, el lago Zirahuén, el lago Alchichica, la laguna de Términos, los lagos de Montebello, la laguna Bacalar, el lago Chichankanab, el lago Atitlán, el lago Petén-Itza, la laguna Izabal, el lago Ilopango, el lago Yojoa, el lago Xolotlán y la laguna Cuzcachapa. Así mismo, a lo largo del área de estudio, corren numerosos ríos que conforman tres vertientes dependiendo de la posición de su desembocadura: la vertiente del Pacífico, la vertiente del Atlántico y el interior del área de estudio, la cual no tiene salida al mar. La mayoría de los ríos que drenan a la vertiente del Pacífico son cortos, rápidos, debido a una pendiente alta, y tienen un bajo volumen de agua (Alcocer y Escobar, 1996). La mayoría de los ríos que drenan en la vertiente del Atlántico y

el interior del área de estudio son largos, lentos, debido a una pendiente baja, y llevan un gran volumen de agua (Alcocer y Escobar, 1996). Entre los ríos más importantes están el río Balsas, el río Coatzacoalcos, el río Papaloapan, el río Grijalva, el río Usumacinta, el río Hondo, el río Motagua y el río Lempa.

3.4 Vegetación

El norte de América tropical es una región biológicamente megadiversa (Barthlott *et al.*, 2005; Mittermeier *et al.*, 2005; Myers *et al.*, 2000; Ulloa-Ulloa *et al.*, 2017), cuya alta diversidad está asociada con la accidentada topografía y la heterogeneidad ambiental (Campbell, 1999; Graham, 2010; Jackson *et al.*, 1996; Körner y Spehn, 2002; Rzedowski, 1978). El número de especies de plantas se estima alrededor de 100,000, entre las cuales se considera que el 40% son endémicas (Barthlott *et al.*, 2005; Delgadillo, 1994; Ulloa-Ulloa *et al.*, 2017).

La parte más septentrional del extremo norte de América tropical está dominada por elementos florísticos de origen laurásico, y es comúnmente referida como la región Neártica o, en un sentido más amplio, como el reino Holártico (Cabrera y Willink, 1973; Cox, 2001; Udvardy, 1975). La porción meridional, por su parte, está dominada por elementos florísticos de origen gondwánico, y es conocida como la región Neotropical (Cabrera y Willink, 1973; Cox, 2001; Udvardy, 1975). Así, la combinación de la flora neártica y la flora neotropical hace que el extremo norte de América tropical constituya una zona de transición biogeográfica (Morrone, 2015; Rzedowski, 1991; Ulloa-Ulloa *et al.*, 2017). Esta zona de transición biogeográfica se distribuye desde el suroeste de Estados Unidos hasta el sur de Nicaragua (Morrone, 2020).

Una zona de transición biogeográfica, por definición, es un área en donde se superponen dos o más biotas con historias evolutivas diferentes (Darlington, 1957; Morrone, 2004). La zona de transición entre la flora neártica y la flora neotropical se originó en el Neógeno (Gentry, 1982; Graham, 2010; Jaramillo, 2018; Morrone, 2020). El Neógeno es el penúltimo periodo de la historia geológica de la Tierra y está formado por dos épocas geológicas, el Plioceno y el Mioceno. El Plioceno abarca desde hace unos 5.332 millones de años antes del Presente hasta hace unos 2.588 millones de años antes del Presente (Cohen *et al.*, 2013). El Mioceno abarca desde hace unos 23.03 millones de años

antes del Presente hasta hace unos 5.332 millones de años antes del Presente (Cohen *et al.*, 2013). En términos de la polinización, el origen de esta zona de transición biogeográfica provocó una mezcla de taxones vegetales con distintos mecanismos de polinización (Bush *et al.*, 2020; Correa-Metrio *et al.*, 2011; Correa-Metrio *et al.*, 2012a; Correa-Metrio *et al.*, 2013; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a, b); mientras que, los elementos florísticos neárticos están en su mayoría polinizados por agentes abióticos, los elementos florísticos neotropicales son polinizados por lo general por agente bióticos (Andersen, 1974; Bradshaw y Webb, 1985; Bush, 1995; Bush y Rivera, 1998, 2001; Chen, 1988; Friedman y Barrett, 2009; Jackson y Wong, 1994; Renner y Feil, 1993; Tormo *et al.*, 1996).

A partir de la interacción entre geología, clima e hidrología, resultan pautas naturales conocidas como ecorregiones terrestres. Una ecorregión terrestre es un área geográfica que se caracteriza por compartir condiciones geológicas, climáticas e hidrológicas parecidas (Dinerstein *et al.*, 1995; Olson *et al.*, 2001). En el aspecto biológico, las ecorregiones terrestres se distinguen entre sí, porque cada ecorregión terrestre mantiene una flora y fauna en particular (Dinerstein *et al.*, 1995; Olson *et al.*, 2001). Bajo el supuesto de que el clima es el principal factor que determina la distribución espacial y la composición de la vegetación, las ecorregiones terrestres se pueden utilizar para representar los principales tipos de vegetación a escala regional. En este sentido, los principales tipos de vegetación en el área de estudio son: el bosque de coníferas y el bosque de encino, el bosque mesófilo de montaña, el bosque tropical caducifolio, el bosque tropical subcaducifolio, el bosque tropical subperennifolio y el bosque tropical perennifolio, el matorral xerófilo, los manglares, los humedales y los pastizales (de acuerdo con Olson *et al.*, 2001 y modificado de Rzedowski, 1978; Figura 2). A continuación, se hace una breve descripción de cada uno de ellos.

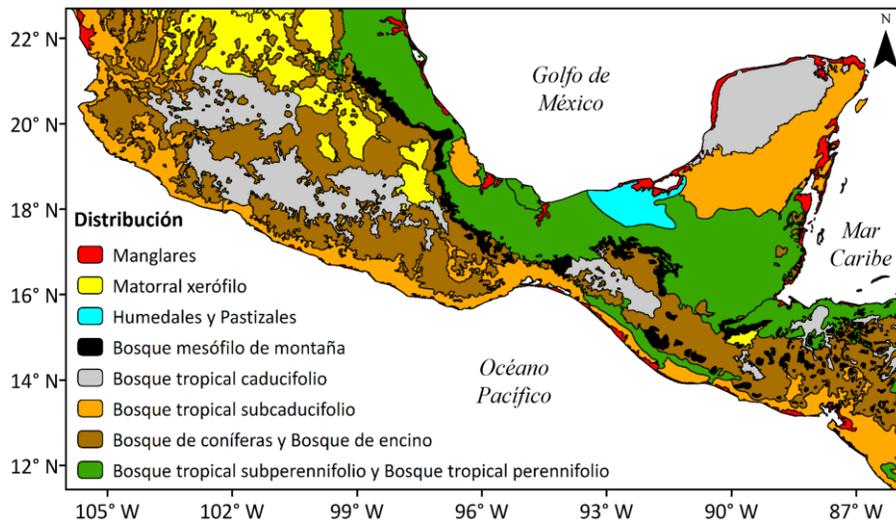


Figura 2. Tipos de vegetación del área de estudio (de acuerdo con Olson *et al.*, 2001 y modificado de Rzedowski, 1978).

El bosque de coníferas y el bosque de encino se refieren a las asociaciones de taxones vegetales que producen conos y bellotas, respectivamente. El bosque de coníferas y el bosque de encino se dividen en cinco tipos: el bosque de *Abies*, el bosque de *Cupressus-Juniperus*, el bosque de *Pinus*, el bosque de *Quercus* y el bosque mixto (Huber y Riina, 2003). La altura de estas comunidades vegetales varía entre 5 y 40 m (Huber y Riina, 2003; Rzedowski, 1978). El bosque de coníferas y el bosque de encino se distribuyen en altitudes mayores a 2,500 m s.n.m. (Beard, 1955; Gray, 1888; Morin, 1993). Los climas donde el bosque de coníferas y el bosque de encino se desarrollan en el área de estudio son el polar (ET), el frío-seco (Cwc), el frío-semiseco (Cwb), el frío-subhúmedo (Cwa) y el cálido-subhúmedo (Aw) (Beck *et al.*, 2018; Rzedowski, 1978).

El bosque mesófilo de montaña es un tipo de vegetación que presenta una distribución en forma de archipiélago (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963; Rzedowski, 1978). Cada isla de bosque de mesófilo de montaña tiene una composición de especies de plantas en particular y está integrada por taxones vegetales de distinta afinidad biogeográfica (Fittkau, 1969; Huber y Riina, 2003; Miranda y Sharp, 1950). La altura de esta comunidad vegetal varía entre 15 y 35 m (Huber y Riina, 2003; Rzedowski, 1978). El bosque mesófilo de montaña se distribuye desde 800 hasta 2,200 m s.n.m. (Beard, 1955; Fittkau, 1969; Rzedowski, 1978). Los climas donde el bosque mesófilo de montaña se

desarrolla en el área de estudio son el frío-semiseco (Cwb), el frío-húmedo (Cfa y Cfb) y el cálido-subhúmedo (Aw) (Beck *et al.*, 2018; Rzedowski, 1978). El bosque mesófilo de montaña se caracteriza por presentar en su dosel una composición de especies donde predominan árboles caducifolios neárticos, como, por ejemplo, *Clethra*, *Fagus*, *Liquidambar*, *Podocarpus* y *Quercus*, mientras que, el sotobosque está principalmente conformado por especies perennifolias neotropicales, como, por ejemplo, arbustos de las familias Acanthaceae, Rubiaceae y Myrsinaceae, y helechos de los géneros *Cyathea*, *Dicksonia*, *Elaphoglossum* y *Polypodium* (Rzedowski, 1978).

El bosque tropical caducifolio es un tipo de vegetación dominado por taxones arbóreos que son predominantemente espinosos y cuya altura oscila entre 5 y 15 m (Beard, 1955; Huber y Riina, 2003; Rzedowski, 1978). El bosque tropical caducifolio se distribuye por lo general desde 0 hasta 1,900 m s.n.m. (Rzedowski, 1978). Los climas donde el bosque tropical caducifolio se desarrolla en el área de estudio son el frío-subhúmedo (Cwa), el cálido-seco (BWh), el cálido-semiseco (BSh y BSk) y el cálido-subhúmedo (Aw) (Beck *et al.*, 2018; Rzedowski, 1978). En esta comunidad vegetal más del 75% de las especies pierde casi completamente sus hojas en la época seca del año (Rzedowski, 1978). En este tipo de vegetación es común que especies del género *Bursera* dominen en abundancia y diversidad (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963). En el aspecto antrópico, el bosque tropical caducifolio es usualmente objeto de alto disturbio, debido a actividades agrícolas y ganadería (Jaramillo y Cárdenas, 2013; Rzedowski, 1978).

El bosque tropical subcaducifolio es un tipo de vegetación que agrupa una serie de comunidades vegetales con características intermedias en su fisonomía entre el bosque tropical caducifolio, el bosque tropical subperennifolio y el bosque tropical perennifolio (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963; Huber y Riina, 2003; Rzedowski, 1978). La altura de esta comunidad vegetal varía entre 15 y 40 m (Huber y Riina, 2003; Rzedowski, 1978). El bosque tropical subcaducifolio se distribuye desde 0 hasta 1,300 m s.n.m. (Rzedowski, 1978). El clima donde el bosque tropical subcaducifolio se desarrolla en el área de estudio es el cálido-subhúmedo (Aw) (Beck *et al.*, 2018; Rzedowski, 1978). En esta comunidad vegetal entre el 50 y 75% de las especies pierde sus hojas en la época seca del año, mientras que, entre el 25 y 50% de las especies tiene la característica de ser siempre verde, aunque

puede haber taxones vegetales que pierdan sus hojas por algunas pocas semanas en la época seca del año (Fittkau, 1969; Rzedowski, 1978).

El bosque tropical subperennifolio y el bosque tropical perennifolio son los tipos de vegetación más diversos entre las comunidades vegetales de la región (Beard, 1955; Jaramillo y Cárdenas, 2013). En estos tipos de vegetación son comunes e incluso dominantes las especies de las familias Fabaceae, Moraceae, Annonaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Sapotaceae, Myristicaceae y Arecaceae (Burnham y Johnson, 2004). La altura de estas comunidades vegetales es de más de 25 m (Huber y Riina, 2003; Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963). El bosque tropical subperennifolio y el bosque tropical perennifolio se distribuyen desde 0 hasta 1,000 m s.n.m. (Rzedowski, 1978). Los climas donde el bosque tropical subperennifolio y el bosque tropical perennifolio se desarrollan en el área de estudio son el cálido-subhúmedo (Aw) y el cálido-húmedo (Af y Am) (Beck *et al.*, 2018; Rzedowski, 1978). En estas comunidades vegetales no todos los componentes son siempre verdes, pues entre el 25 y 50% de las especies pierde casi completamente sus hojas en la época seca del año, a menudo coincide con la floración de las plantas (Rzedowski, 1978).

El matorral xerófilo es un tipo de vegetación que engloba comunidades arbustivas densas, más o menos caducifolias, con predominio de reproducción vegetativa (Rzedowski, 1978). La altura de esta comunidad vegetal varía entre 1 y 4 m (Rzedowski, 1978). El matorral xerófilo se distribuye desde 0 hasta 3,000 m s.n.m. (Gray, 1888; Morin, 1993; Rzedowski, 1978). Los climas donde el matorral xerófilo se desarrolla en el área de estudio son el frío-semiseco (Cwb), el frío-subhúmedo (Cwa) y el cálido-semiseco (BSh y BSk) (Beck *et al.*, 2018; Rzedowski, 1978). En general, los taxones vegetales que componen el matorral xerófilo se presentan en pautas de alta dispersión espacial (Huber y Riina, 2003). En este tipo de vegetación es común que especies de las familias Cactaceae, Asparagaceae y Crassulaceae dominen en abundancia y diversidad (Gray, 1888; Morin, 1993).

Los manglares son comunidades vegetales leñosas que se distribuyen en los litorales de las regiones tropicales y subtropicales de la Tierra (Hogarth, 2015; Huber y Riina, 2003). Este tipo de vegetación se desarrolla cerca de las costas en lagunas costeras y en las desembocaduras de los ríos, en sitios que son diariamente inundados por la marea (Beard,

1955; Fittkau, 1969; Hogarth, 2015). Los manglares presentan taxones arbóreos de entre 2 y 25 m de altura, adaptados a condiciones de alta salinidad del suelo, de ahí su carácter azonal (Rzedowski, 1978). La vegetación azonal es aquella que está fuertemente influenciada en su presencia y en su distribución por las características del suelo (Huber y Riina, 2003). En el área de estudio, las principales especies de mangle son: el mangle rojo (*Rhizophora mangle*), el mangle blanco (*Laguncularia racemosa*), el mangle negro (*Avicennia germinans*) y el mangle botoncillo (*Conocarpus erectus*) (Rzedowski, 1978). Por su parte, el mangle bicolor (*Avicennia bicolor*) y el mangle caballero (*Rhizophora harrisonii*) se encuentran solamente en las costas de Chiapas (México), Guatemala y El Salvador (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963).

Los humedales son comunidades vegetales muy variadas, que crecen en zonas saturadas o cubiertas de agua, como la vegetación marina litoral, los popales, los tulares, los carrizales, la vegetación sumergida y el bosque de galería (Huber y Riina, 2003). Los pastizales son comunidades vegetales donde abundan las gramíneas e incluyen los zacatonales, los páramos de altura y las sabanas (Rzedowski, 1978). Los humedales y los pastizales suelen desarrollarse en serranías y sobre suelos profundos derivados de rocas ígneas, así como en suelos pobremente drenados (Huber y Riina, 2003). La intervención humana suele extender la presencia de gramíneas a costa de otros tipos de vegetación, a favor de la agricultura y la ganadería. Los humedales y los pastizales están sujetos al aprovechamiento pecuario, pues resultan adecuados para la alimentación del ganado bovino y equino (Rzedowski, 1978). El clima donde los humedales y los pastizales se desarrollan en el área de estudio es el cálido-húmedo (Af y Am) (Beck *et al.*, 2018; Rzedowski, 1978).

4. Preguntas de investigación

Las preguntas de investigación que se pretenden abordar en esta tesis son:

- 1.- ¿Existe una relación sistemática entre las envolturas bioclimáticas de los espectros de polen y la vegetación parental?
- 2.- ¿Los mecanismos de polinización de las plantas definen la naturaleza de la relación polen-vegetación de taxones vegetales en el espacio ambiental?

5. Hipótesis

En todos los casos, las relaciones entre los espectros de polen y la vegetación parental son sistemáticas y representables a través de envolturas bioclimáticas. Los taxones vegetales polinizados por agentes bióticos se caracterizan por una estrecha relación entre la distribución del polen y la vegetación parental en el espacio ambiental. Por el contrario, los taxones vegetales polinizados por agentes abióticos se distinguen por una relación difusa entre la distribución del polen y la vegetación parental en el espacio ambiental.

6. Objetivos

6.1 Objetivo general

(A) Conocer la relación entre la distribución de los espectros de polen y la vegetación parental en el espacio ambiental del extremo norte de América tropical.

6.2 Objetivos particulares

(a) Construir modelos de distribución probabilística de los espectros de polen y la vegetación parental en el espacio ambiental del extremo norte de América tropical.

(b) Identificar los taxones vegetales del extremo norte de América tropical que comparten una estrecha relación entre la distribución del polen y la vegetación parental en el espacio ambiental regional.

7. Método

De manera general, la elaboración de esta tesis implicó en primer lugar la compilación de datos de bases de datos polínicos, de registros de presencia de la vegetación moderna y de datos bioclimáticos. Una vez que estos datos fueron compilados, se procedió con el modelado y la comparación de las envolturas bioclimáticas de los espectros de polen y la vegetación parental. En las siguientes secciones, se describen los métodos, comenzando por las bases de datos utilizadas en este trabajo y finalizando con el método usado para la construcción de envolturas bioclimáticas (Figura 3). Todo el procesamiento estadístico se realizó utilizando R (R Development Core Team, R), especialmente los paquetes rioja (Juggins, 2017), BIEN (Maitner, 2017), vegan (Oksanen *et al.*, 2009), sp (Pebesman *et al.*, 2018) y KernSmooth (Wand y Jones, 1995).

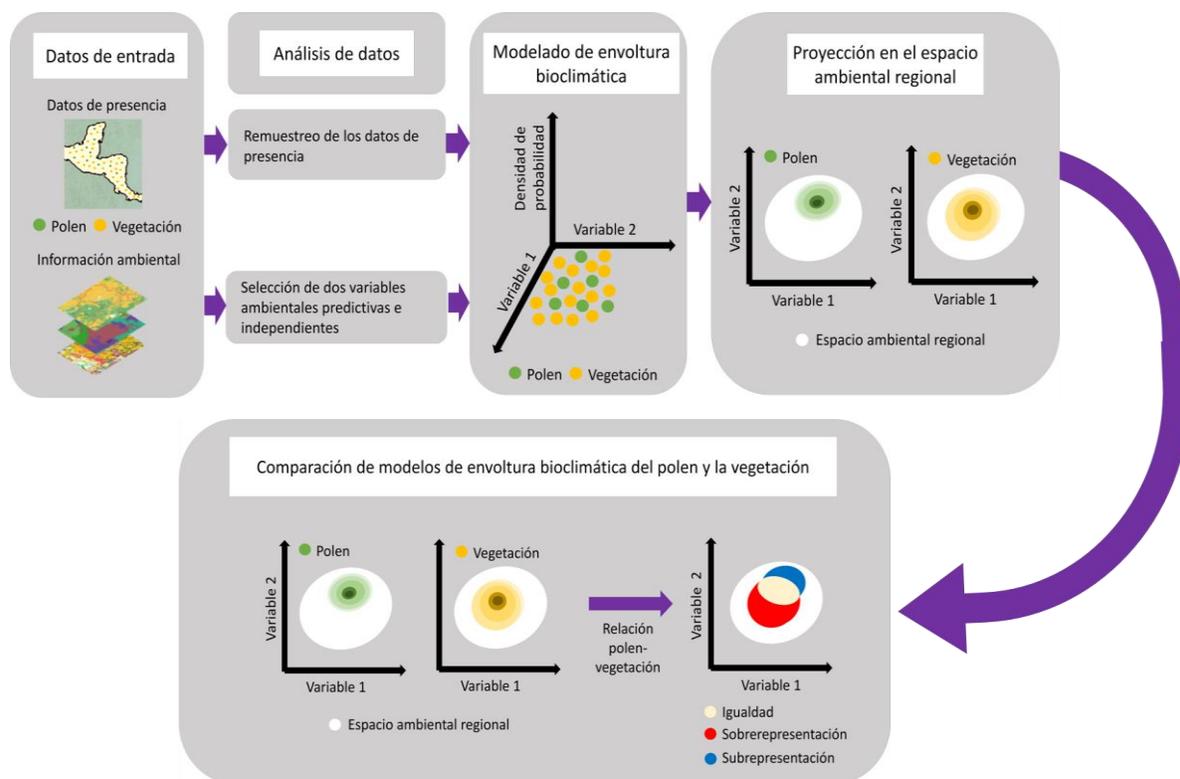


Figura 3. Proceso de modelado y comparación de las envolturas bioclimáticas de los espectros de polen y la vegetación parental.

7.1 Bases de datos

7.1.1 Datos polínicos

Desde el año 2011, se ha ido integrando una base de datos de registros de polen moderno distribuidos a lo largo de distintos gradientes climáticos, topográficos y biológicos del extremo norte de América tropical (Correa-Metrio *et al.*, 2011; Correa-Metrio *et al.*, 2013; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a). Estos registros provienen de muestras sedimentarias superficiales del fondo de cuerpos de agua (*e.g.*, lagos, lagunas, cenotes). El muestreo moderno se diseñó para representar de la mejor manera posible los gradientes ecológicos y climáticos de los ensamblajes de polen del extremo norte de América tropical. Los requisitos para el muestreo de la interfase agua-sedimento de cuerpos de agua fueron un radio mínimo de 10 m y la presencia de agua durante todo el año.

Los conteos de polen han sido publicados por Correa-Metrio *et al.* (2011, 2013, 121 localidades) y Franco-Gaviria *et al.* (2018a, 48 localidades), y, en esta tesis, se aportan conteos de polen de 55 localidades que no han sido publicados. En todos los casos, se prepararon las muestras de sedimento para el análisis de polen de acuerdo con protocolos estándar y fueron separadas gravimétricamente para concentrar los granos de polen y las esporas (Fægri e Iversen, 1989; Krukowski, 1988). A cada muestra se le agregó una pastilla con aproximadamente 18,500 esporas de *Lycopodium clavatum* para controlar el volumen analizado y facilitar el cálculo de las concentraciones de polen (granos por cm³) (Stockmarr, 1972). Las muestras se analizaron utilizando un microscopio de luz transmitida con aumentos de 400X y 1,000X. Los conteos de polen incluyeron una suma mínima de 200 granos o hasta que se alcanzaron 2,000 esporas de *L. clavatum* (*i.e.*, ~10% de la muestra) (de acuerdo con Correa-Metrio *et al.*, 2011). El polen de Cyperaceae, *Quercus*, *Pinus* y Moraceae (incluyendo en esta última a los miembros de la familia Urticaceae) fue excuido de la suma de polen, ya que su sobrerrepresentación polínica tiende a enmascarar la señal palinológica de los taxones vegetales menos abundantes (Correa-Metrio *et al.*, 2011). De la misma manera, se excluyeron los taxones de vegetación acuática de la suma de polen, porque tienden a generar una señal palinológica local, más asociada con las características del cuerpo de agua muestreado que con el clima regional. El conjunto de datos de polen se expresó en términos de frecuencia relativa con respecto a la suma de

polen para balancear el efecto producido por los conteos diferenciales de polen (Birks y Gordon, 1985).

La base de datos usada en este estudio contiene las frecuencias relativas de 269 taxones palinológicos distribuidos entre 224 sitios de muestreo (Figura 4, Apéndice II). La ubicación geográfica (longitud, latitud y altitud) de cada sitio de muestreo fue tomada en campo utilizando un dispositivo de posicionamiento global o GPS (siglas en inglés de *Global Positioning System*) con el margen de error de un metro aproximadamente (Correa-Metrio *et al.*, 2011; Correa-Metrio *et al.*, 2013; Franco-Gaviria *et al.*, 2018a). El GPS es muy confiable para localizar objetos en áreas geográficas de gran extensión, tomando en cuenta sistemas de rastreo por GPS tan precisos como la red satelital de la NASA con apenas un metro aproximadamente como margen de error u otros con una precisión menor (hasta 20 metros) como el GPS de Google Earth (Huerta *et al.*, 2005; NASA, 2005).

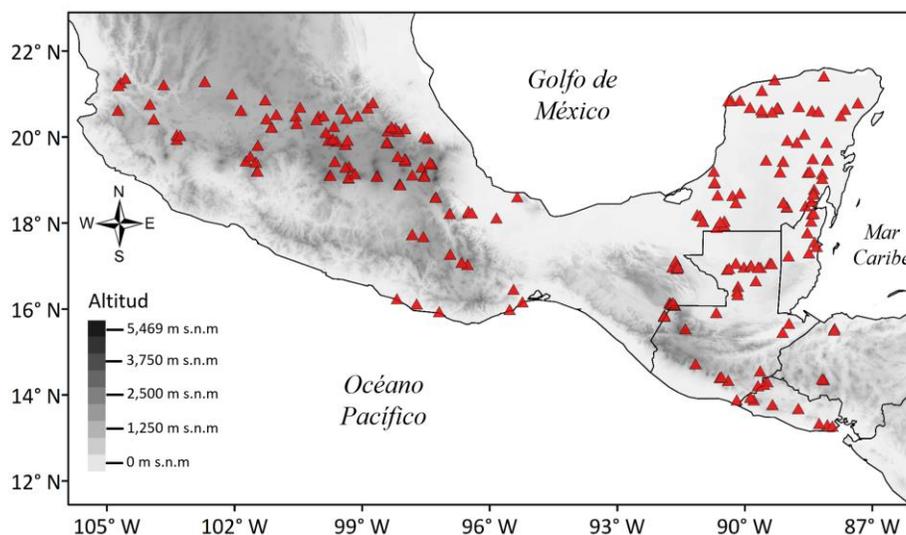


Figura 4. Ubicación geográfica de los 224 sitios de muestreo.

Dado que el análisis planteado en esta tesis fue a nivel de taxón, sólo se consideraron los taxones arbóreos presentes en 30 o más muestras sedimentarias. En total, 54 taxones cumplieron con este criterio: *Abies*, *Acacia*, *Acalypha*, *Alchornea*, *Alnus*, *Anacardiaceae*, *Apocynaceae*, *Arecaceae*, *Begonia*, *Bignoniaceae*, *Brosimum*, *Bursera*, *Byrsonima*, *Cassia*, *Cecropia*, *Celtis*, *Clusiaceae*, *Convolvulaceae*, *Cordia*, *Cupressus-Juniperus*, *Dodonaea*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Faramea*, *Ficus*, *Fraxinus*, *Hieronyma*, *Hymenaea*, *Ilex*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Machaerium*, *Malpighiaceae*, *Malvaceae*,

Mecardonia, Melastomataceae, Meliaceae, Moraceae, *Myrica*, *Paullinia*, *Pinus*, *Protium*, *Quercus*, Rubiaceae, *Sapium*, Sapotaceae, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia*, *Ulmus*, Umbelliferae, *Vitex* y *Zanthoxylum* (Figura 5). Estos datos polínicos se presentan en un diagrama siguiendo el gradiente altitudinal desde 0 hasta 4,218 m s.n.m.

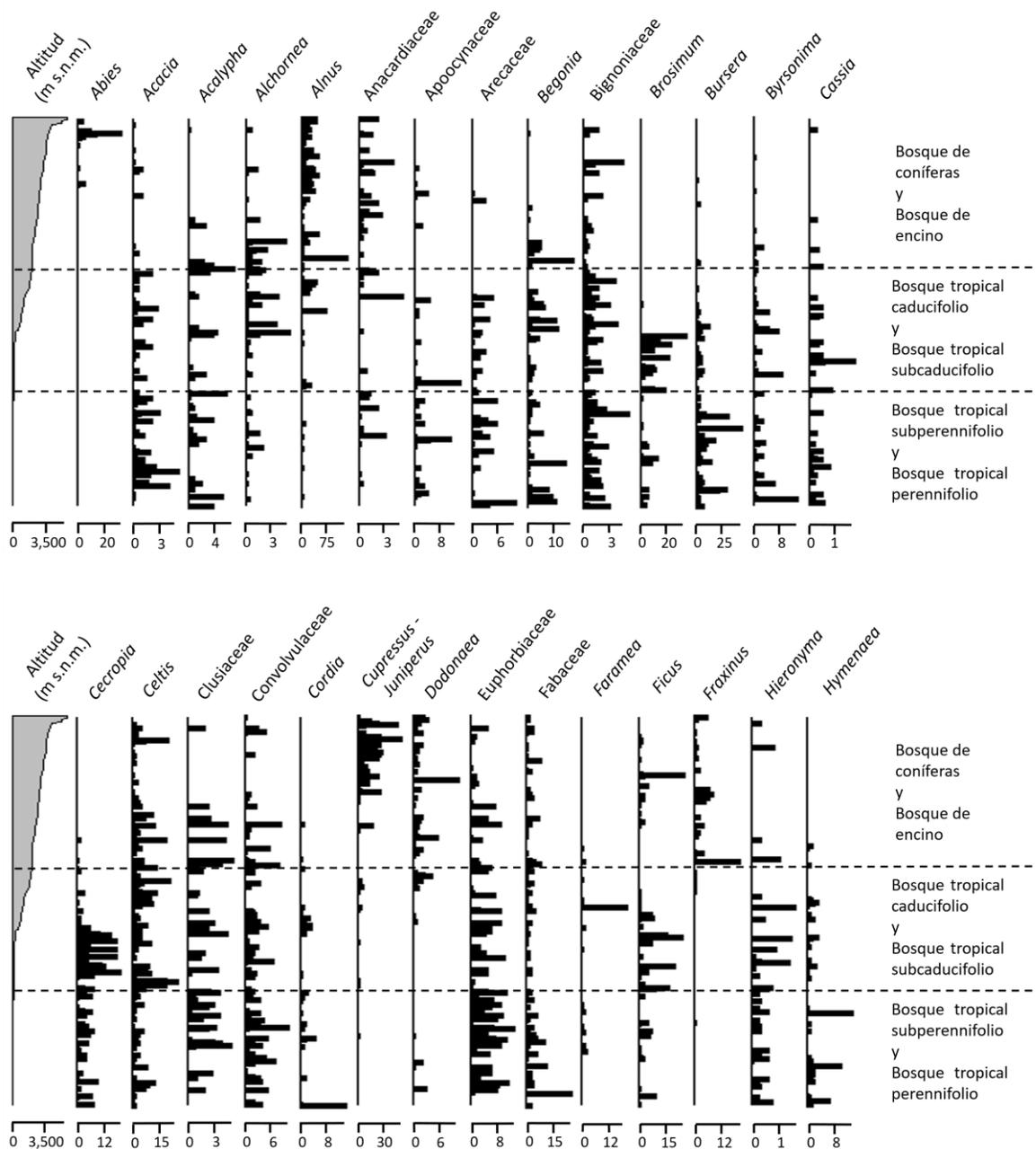


Figura 5. Diagramas de porcentaje de polen de muestras de la interfase agua-sedimento de 224 cuerpos de agua. Se muestran los taxones arbóreos presentes en por lo menos 30 muestras de sedimento.

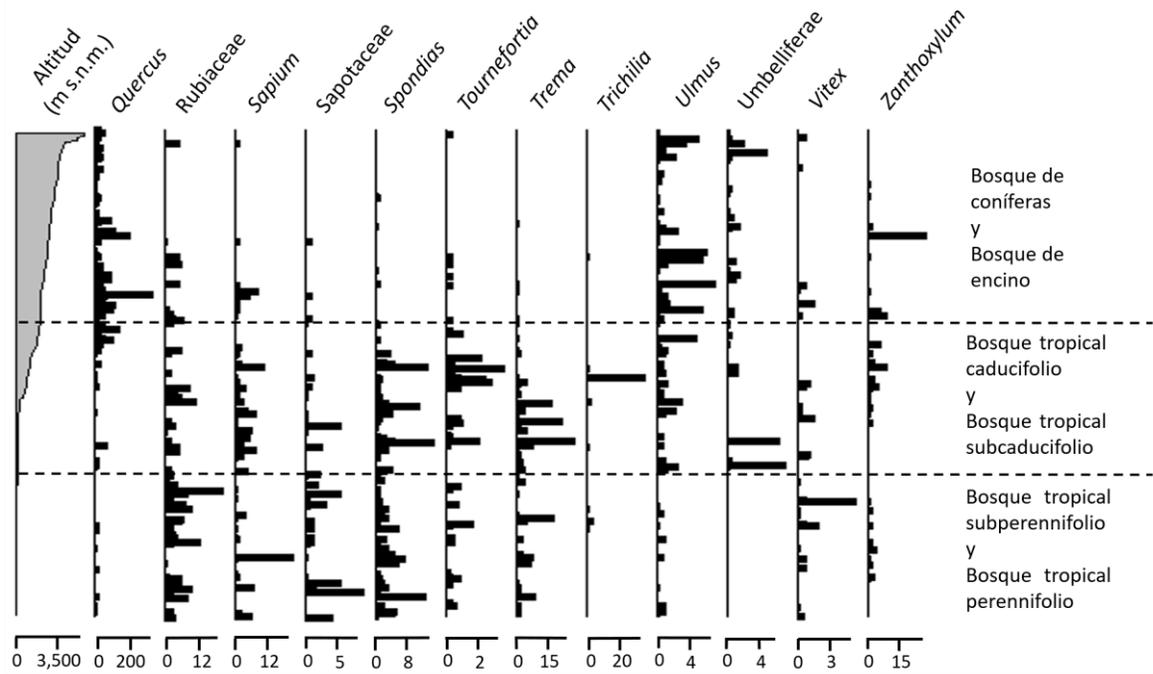
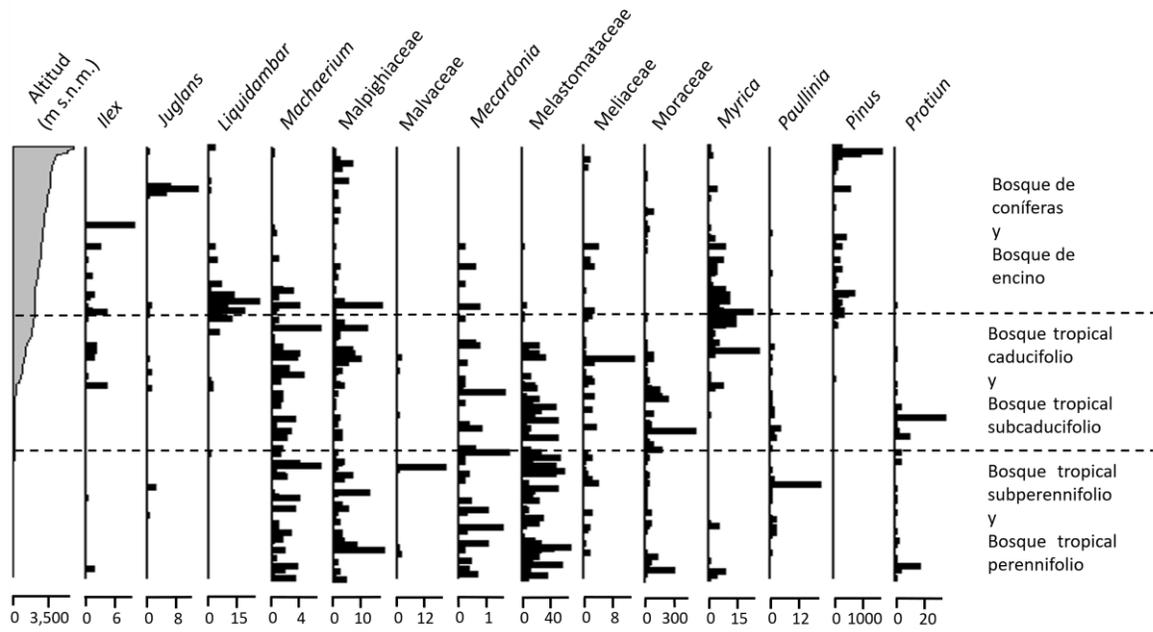


Figura 5. Continuación

7.1.2 Registros de presencia de la vegetación moderna

Los registros de presencia de la vegetación parental de los 54 taxones palinológicos se obtuvieron de la base de datos *Botanical Information and Ecology Network* (BIEN), la cual contiene observaciones y atributos de taxones vegetales del Nuevo Mundo (Enquist *et al.*, 2016). Los datos de la base de datos BIEN provienen de herbarios e inventarios de flora y vegetación para el periodo de 1800 a 2018 (Maitner *et al.*, 2018). La mayoría de los datos de la base de datos BIEN están públicamente disponibles a través del paquete BIEN (Maitner, 2017), con algunas excepciones, como observaciones y atributos de especies de plantas en peligro de extinción (Maitner *et al.*, 2018). Los registros de presencia de la vegetación moderna se sometieron a un remuestreo. El remuestreo consistió en seleccionar aleatoriamente un registro de presencia de la vegetación moderna cada 10 km para evitar la representación excesiva de las localidades sobrerrepresentadas en la base de datos BIEN (*e.g.*, Williams *et al.*, 2018).

7.1.3 Datos bioclimáticos

Las coordenadas geográficas (longitud y latitud) de cada sitio de muestreo, así como de los registros de presencia de la vegetación moderna remuestreados, fueron utilizadas para obtener datos de un conjunto de 19 capas bioclimáticas en formato ráster, con una resolución espacial de 1 km² (Hijmans *et al.*, 2005): temperatura promedio anual (TA), oscilación diaria de la temperatura (ODT), isothermialidad (I), estacionalidad de la temperatura (ET), temperatura máxima promedio del periodo más cálido (TMPMC), temperatura mínima promedio del periodo más frío (TMPMF), oscilación anual de la temperatura (OAT), temperatura promedio del trimestre más lluvioso (TTML), temperatura promedio del trimestre más seco (TTMS), temperatura promedio del trimestre más cálido (TTMC), temperatura promedio del trimestre más frío (TTMF), precipitación anual (PA), precipitación del periodo más lluvioso (PML), precipitación del periodo más seco (PMS), estacionalidad de la precipitación (ES), precipitación del trimestre más lluvioso (PTML), precipitación del trimestre más seco (PTMS), precipitación del trimestre más cálido (PTMC) y precipitación del trimestre más frío (PTMF). El formato ráster (*e.g.*, ASCII, TIFF, BIL) está formado por una matriz de celdas organizadas en filas y columnas en la que cada celda contiene un valor que representa la información de interés. La información

ambiental que aportan estas capas bioclimáticas son interpolaciones de datos mensuales obtenidas de estaciones climáticas situadas en diferentes puntos de la Tierra, exceptuando la Antártica, para el periodo de 1950 a 2000 (Hijmans *et al.*, 2005).

7.2 Análisis de datos

7.2.1 Autocorrelación espacial de los datos polínicos

Dado que el muestreo de polen moderno en cuerpos de agua no es sistemático, se determinó la presencia o la ausencia de autocorrelación espacial de cada taxón palinológico empleando variogramas. Los variogramas evalúan las distancias en la que los atributos de una variable dejan de ser parecidos en el espacio, a partir del cálculo de la semivarianza entre pares de datos (Pebesma *et al.*, 2018). La semivarianza entre pares de datos se calcula como:

$$\gamma(h) = \frac{(x_n - x_{n+1})^2}{2} \tag{1}$$

donde $\gamma(h)$ determina la semivarianza entre partes de datos; x_n es el dato de menor valor, y x_{n+1} es el dato de mayor valor.

La autocorrelación espacial está definida como la correlación que existe entre los atributos de una variable, debida a la proximidad que estos presentan en el espacio (Legendre, 1993). Una variable presenta autocorrelación espacial cuando la distribución espacial de sus atributos tiende a agregarse (Koenig, 1999; Sokal y Oden, 1978). En cambio, un variable no tiene autocorrelación espacial cuando su distribución espacial, en relación a los atributos, es al azar (Koenig, 1999; Sokal y Oden, 1978). Los taxones palinológicos que presentaron autocorrelación espacial se sometieron a un remuestreo. El remuestreo consistió en seleccionar aleatoriamente un registro de polen moderno cada cierta distancia, la cual fue determinada por el rango del variograma. El rango del variograma indica la distancia (*e.g.*, cm, m, km, pc) a la cual los atributos de una variable tienen independencia espacial (Pebesma *et al.*, 2018). Los variogramas de esta tesis emplean el modelo esférico, porque las variables biológicas y ambientales evolucionan generalmente de manera esférica a través del espacio y el tiempo (Koenig, 1999; Sokal y Oden, 1978).

7.2.2 Análisis de componentes principales de los datos bioclimáticos

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) de la base de datos bioclimáticos, con el objetivo de examinar la asociación entre variables en la base de datos. Esta técnica redistribuye las observaciones a lo largo de ejes nuevos asociados (componentes principales) con la variabilidad del espacio multidimensional expresado por las variables originales (Jolliffe, 1986). Las variables originales se representan por vectores en el nuevo espacio definido por los componentes principales, y los ángulos entre ellos expresan las relaciones existentes entre las variables involucradas. Los ángulos cercanos a 0° entre cualquier par de vectores indican una asociación positiva, los ángulos cercanos a 180° indican una asociación negativa, y los ángulos de *ca.* 90° indican independencia (Legendre y Legendre, 1998). Se usó el ACP para elegir variables independientes en el proceso de modelado, reduciendo la colinealidad entre las variables originales en el espacio definido por los componentes principales (Dormann *et al.*, 2013). Los datos bioclimáticos de los sitios de muestreo fueron estandarizados para evitar efectos de la heterogeneidad dimensional sobre el ACP. El número de componentes principales estadísticamente significativos para interpretar en el análisis fue determinado usando el modelo de la vara rota (Jackson, 1993). Las dos variables bioclimáticas que tenían la mayor contribución a cada componente principal se seleccionaron para la construcción de la envoltura bioclimática del área de estudio.

7.2.3 Modelado de envoltura bioclimática

Con el auge de la tecnología computacional, se han utilizado diversos métodos para aproximarse a la envoltura bioclimática de un taxón (*e.g.*, Bartlein *et al.*, 1986; Bush, 2000; Gajewski *et al.*, 2002; Huntley *et al.*, 1989; Köhl *et al.*, 2002; Minckley *et al.*, 2008; Téllez-Valdés *et al.*, 2006; Ureta *et al.*, 2011). Entre todos ellos, el método que ofrece un sesgo bajo y una mayor flexibilidad al tratar con pautas ambientales complejas es la función de densidad de probabilidad bivariada (FDPB) (*e.g.*, Bush *et al.*, 2020; Cárdenes-Sandí *et al.*, 2019; Martínez *et al.*, 2020; Punyasena, 2008). La FDPB es una herramienta no paramétrica que permite determinar la probabilidad de que dos variables aleatorias continuas tomen un valor en un intervalo específico (Silverman, 1981; Silverman, 1986). Las variables aleatorias continuas son aquellas variables que pueden tomar un número

incontable de valores. La ventaja de usar la FDPB en el modelado de envoltura bioclimática es que su uso minimiza los errores en la distribución ambiental de un taxón, sobre todo los inducidos por los efectos de la capacidad de dispersión de los individuos y el sesgo introducido por el sistema de muestreo (*e.g.*, Bush *et al.*, 2020; Punyasena, 2008). La FDPB se define como:

$$p(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n K\left(\frac{x - X_i}{H}\right) \quad (2)$$

donde $p(x)$ define la densidad de probabilidad en un punto $x = (x_1, x_2)^T$; n es el número total de observaciones; K es la función del núcleo a utilizar (en este caso, el núcleo Gaussiano); $X_i = (X_{i1}, X_{i2})^T$ es el vector de realizaciones en puntos $i = 1, 2, \dots, n$, para las dos variables modeladas, y H es el ancho de banda de las dos variables modeladas. La función del núcleo Gaussiano está definida como:

$$K(x) = \prod_{i=1}^n \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-T^2/2} \quad (3)$$

La FDPB libera al modelado de envoltura bioclimática de supuestos paramétricos y proporciona un medio para suavizar los datos a través del ancho de banda (*e.g.*, Martínez *et al.*, 2020). El ancho de banda es un parámetro que controla el grado de detalle de los datos de entrada de cada variable modelada en la superficie de probabilidad (Wand *et al.*, 2019). El ancho de banda de las dos variables modeladas se calcula como:

$$H = \begin{vmatrix} h_1 & 0 \\ 0 & h_2 \end{vmatrix} \quad (4)$$

donde el ancho de banda h_1 es para la variable X_1 y el ancho de banda h_2 es para la variable X_2 .

La FDPB fue utilizada usando todos los atributos de las dos variables bioclimáticas seleccionadas por el ACP y presentes en el área de estudio para delimitar la envoltura bioclimática regional. Para el efecto, se excluyeron las combinaciones de las variables bioclimáticas asociadas con una probabilidad marginal de 0.01. Igualmente, la FDPB se truncó para valores negativos. Posteriormente, los valores bioclimáticos en los que está presente el polen y la vegetación parental de los 54 taxones arbóreos fueron modelados en FDPBs, dentro del espacio ambiental delimitado por la envoltura bioclimática regional.

7.2.4 Comparación de los modelos de envoltura bioclimática

Para evaluar la disimilitud (D) entre las envolturas bioclimáticas del polen y de la vegetación parental de los 54 taxones arbóreos se realizó una resta entre ambas envolturas (Austin *et al.*, 1990; Blonder *et al.*, 2014; Broennimann *et al.*, 2012). La disimilitud (D) entre las envolturas bioclimáticas del polen y de la vegetación parental se calcula como:

$$D(p(x), p(y)) = p(x) - p(y) \tag{5}$$

donde $p(x)$ representa la envoltura bioclimática del polen y $p(y)$ representa la envoltura bioclimática de la vegetación parental. La disimilitud (D) entre ambas envolturas bioclimáticas de los 54 taxones arbóreos fue representada por una superficie con volúmenes por encima y por debajo del plano definido por ceros para zonas donde el polen sobrerrepresenta y subrepresenta a la vegetación parental, respectivamente (Figura 3).

8. Resultados

8.1 Selección de variables predictivas

El Análisis de Componentes Principales (ACP) indicó que los dos primeros ejes explicaron en conjunto el 67.45% de la varianza total (Figura 6). Los dos primeros ejes del ACP fueron estadísticamente significativos de acuerdo con el modelo de la vara rota. El primer componente principal (CP1) explica el 47.68% de la varianza. Por su parte, el segundo componente principal (CP2) explica el 19.77% de la varianza.

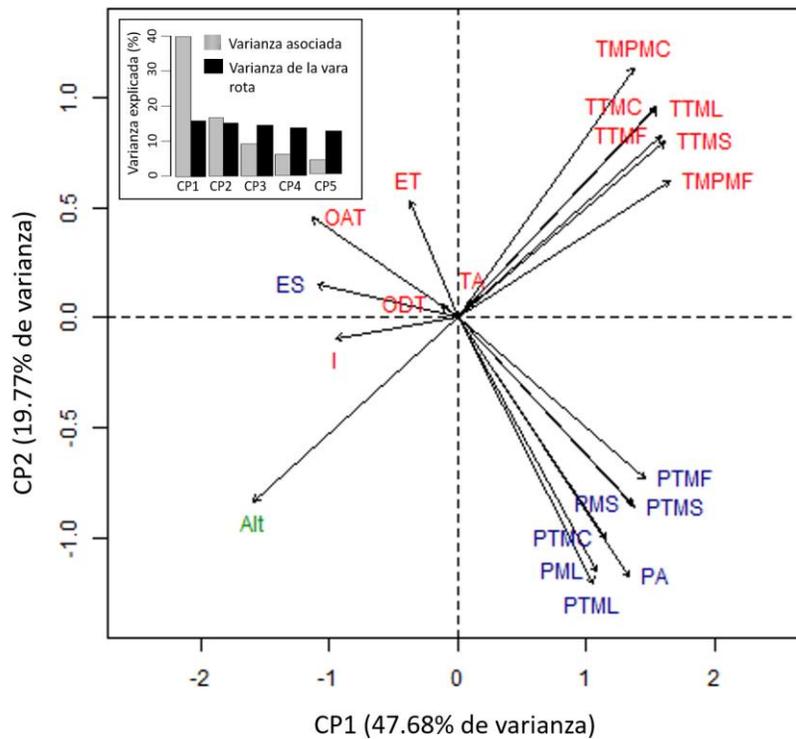


Figura 6. Análisis de componentes principales de la base de datos bioclimáticos registrados para el área de estudio. En verde, variable de altitud. En rojo, variables de temperatura. En azul, variables de precipitación.

El CP1 se asocia con la modulación de la temperatura por la altitud. El CP2 está vinculado a la relación entre la precipitación y la evaporación. Los vectores con mayor carga en el CP1 fueron la temperatura máxima promedio del periodo más cálido (TMPMC) y la altitud (Alt). La Alt tuvo una correlación negativa con el CP1 y con la mayoría de las variables de temperatura, ya que a mayor altitud se asocian temperaturas más frías. Los

vectores con mayor carga en el CP2 fueron la precipitación anual (PA) y la oscilación anual de la temperatura (OAT). La OAT tuvo una correlación negativa con el CP2 y con la mayoría de las variables de precipitación, ya que a mayor evaporación se vinculan valores bajos de precipitación.

La Alt, la TMPMC, la PA y la OAT son las variables bioclimáticas que están asociadas a mayor varianza en la estructura multivariada de los 224 sitios de muestreo. Por lo tanto, la Alt y la PA fueron las variables bioclimáticas seleccionadas para construir el modelo de envoltura bioclimática del área de estudio, debido a su independencia entre sí. La Alt y la PA son variables bioclimáticas útiles para examinar como la distribución espacial y la composición de la vegetación, así como de sus espectros de polen asociados, se ven afectadas por cambios graduales de temperatura y de disponibilidad de agua, respectivamente.

8.2 Envoltura bioclimática del área de estudio

En el área de estudio, se registran valores de precipitación entre 260 y 5,375 mm anuales, en un intervalo altitudinal de entre 0 y 5,469 m s.n.m. (Hijmans *et al.*, 2005; NASA, 2005). Por lo tanto, la envoltura bioclimática del área de estudio se delimitó entre los valores de 0 y 5,500 mm anuales y m s.n.m., respectivamente. Así mismo, la envoltura bioclimática del área de estudio incorporó un valor de H de 750 para las dos variables bioclimáticas (*i.e.*, $h_1 = h_2 = 750$) (Figura 7).

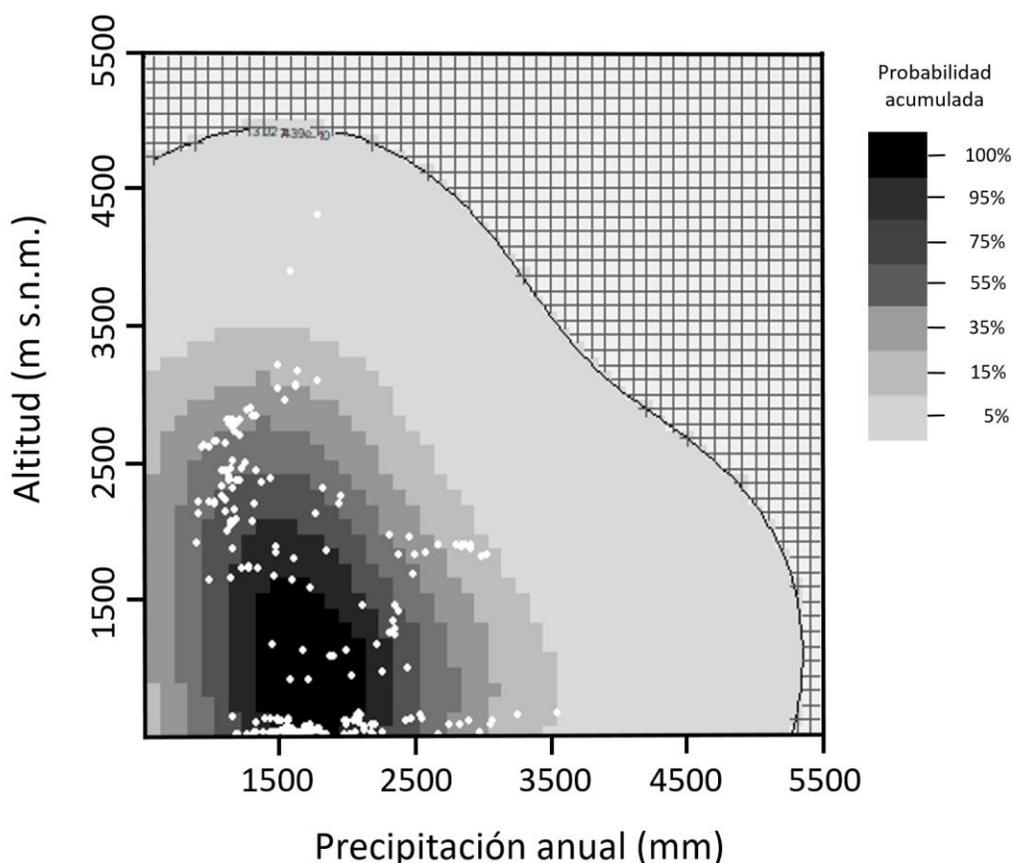


Figura 7. Envoltura bioclimática del área de estudio (Hijmans *et al.*, 2005; NASA, 2005). Los puntos blancos representan los cuerpos de agua muestreados en el espacio ambiental regional.

El espacio ambiental inexistente del área de estudio fue observado en cuatro zonas ambientales. La primera zona ambiental se ubicó entre valores de precipitación de 0 y 260 mm anuales, en un intervalo altitudinal de entre 0 y 5,500 m s.n.m. La segunda zona ambiental inexistente se presentó entre valores de precipitación de 261 y 2,750 mm anuales, en un intervalo altitudinal de entre 4,750 y 5,500 m s.n.m. La tercera zona ambiental inexistente ocurrió entre valores de precipitación de 2,751 y 5,375 mm anuales, en un intervalo altitudinal de entre 2,350 y 5,500 m s.n.m. La cuarta zona ambiental inexistente se distribuyó entre valores de precipitación de 5,376 y 5,500 mm anuales, en un intervalo altitudinal de entre 0 y 5,500 m s.n.m. Estas zonas ambientales inexistentes se suman a la

superficie constituida por valores negativos de precipitación anual y altitud que son infactibles en la naturaleza.

El espacio ambiental más probable (*i.e.*, con una probabilidad acumulada de más del 75%) estuvo distribuido entre valores de precipitación de 850 y 2,500 mm anuales, en un intervalo altitudinal de entre 0 y 2,350 m s.n.m. Por su parte, las zonas ambientales con valores de precipitación de entre 850 y 2,500 mm anuales, en un intervalo altitudinal de entre 2,351 y 5,000 m s.n.m., estuvieron asociadas con probabilidades acumuladas de menos del 75%. Igualmente, las zonas ambientales con valores de precipitación menores de 850 mm anuales o mayores de 2,500 mm anuales, en cualquier intervalo altitudinal existente del área de estudio, estuvieron asociadas con probabilidades acumuladas menores a 75%.

8.3 Autocorrelación espacial de los taxones palinológicos

El polen de 12 taxones arbóreos presentó autocorrelación espacial y por lo tanto tuvo que ser remuestreado. Los taxones en esta situación fueron *Abies*, *Alnus*, Bignoniaceae, *Byrsonima*, *Cupressus-Juniperus*, *Dodonaea*, *Faramaea*, *Juglans*, Malvaceae, Melastomataceae, Moraceae y *Ulmus* (Tabla 1, Apéndice III). En cambio, el polen de los 42 taxones arbóreos restantes no mostró autocorrelación espacial y, por ende, no fue necesario su remuestreo. Los taxones en este caso fueron *Acacia*, *Acalypha*, *Alchornea*, Anacardiaceae, Apocynaceae, Arecaceae, *Begonia*, *Brosimum*, *Bursera*, *Cassia*, *Cecropia*, *Celtis*, Clusiaceae, Convolvulaceae, *Cordia*, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Ficus*, *Fraxinus*, *Hieronyma*, *Hymenaea*, *Ilex*, *Liquidambar*, *Machaerium*, Malpighiaceae, *Mecardonia*, Meliaceae, *Myrica*, *Paullinia*, *Pinus*, *Protium*, *Quercus*, Rubiaceae, *Sapium*, Sapotaceae, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia* Umbelliferae, *Vitex* y *Zanthoxylum* (Tabla 1, Apéndice III).

Tabla 1. Origen biogeográfico, mecanismo de polinización y rango de autocorrelación espacial de los taxones palinológicos. Los rangos presentados corresponden a un variograma de modelo esférico.

Taxón	Origen biogeográfico	Mecanismo de polinización	Rango empírico (kilómetros)	Rango estimado (kilómetros)
<i>Abies</i>	Laurásico	Abiótico	25	30
<i>Acacia</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Acalypha</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Alchornea</i>	Gondwánico	Abiótico	---	---
<i>Alnus</i>	Laurásico	Abiótico	100	97
Anacardiaceae	Gondwánico	Biótico	---	---
Apocynaceae	Gondwánico	Biótico	---	---
Arecaceae	Gondwánico	Ambófilo	---	---
<i>Begonia</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
Bignoniaceae	Gondwánico	Biótico	100	94
<i>Brosimum</i>	Gondwánico	Ambófilo	---	---
<i>Bursera</i>	Laurásico	Biótico	---	---
<i>Byrsonima</i>	Gondwánico	Biótico	15	13
<i>Cassia</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Cecropia</i>	Gondwánico	Ambófilo	---	---
<i>Celtis</i>	Laurásico	Abiótico	---	---
Clusiaceae	Gondwánico	Biótico	---	---

(Continúa)

Tabla 1. Continuación.

Taxón	Origen biogeográfico	Mecanismo de polinización	Rango empírico (kilómetros)	Rango estimado (kilómetros)
Convolvulaceae	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Cordia</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Cupressus-Juniperus</i>	Laurásico	Abiótico	75	74
<i>Dodonaea</i>	Gondwánico	Abiótico	30	31
Euphorbiaceae	Gondwánico	Ambófilo	---	---
Fabaceae	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Faramea</i>	Gondwánico	Biótico	25	23
<i>Ficus</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Fraxinus</i>	Laurásico	Abiótico	---	---
<i>Hieronyma</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Hymenaea</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Ilex</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Juglans</i>	Laurásico	Abiótico	85	86
<i>Liquidambar</i>	Laurásico	Abiótico	---	---
<i>Machaerium</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
Malpighiaceae	Gondwánico	Biótico	---	---
Malvaceae	Gondwánico	Biótico	30	28
<i>Mecardonia</i>	Gondwánico	Ambófilo	---	---

(Continúa)

Tabla 1. Continuación.

Taxón	Origen biogeográfico	Mecanismo de polinización	Rango empírico (kilómetros)	Rango estimado (kilómetros)
Melastomataceae	Gondwánico	Ambófilo	25	23
Meliaceae	Gondwánico	Biótico	---	---
Moraceae	Gondwánico	Ambófilo	30	30
<i>Myrica</i>	Laurásico	Abiótico	---	---
<i>Paullinia</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Pinus</i>	Laurásico	Abiótico	---	---
<i>Protium</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Quercus</i>	Laurásico	Abiótico	---	---
Rubiaceae	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Sapium</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
Sapotaceae	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Spondias</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Tournefortia</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Trema</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Trichilia</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Ulmus</i>	Laurásico	Abiótico	65	62
Umbelliferae	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Vitex</i>	Gondwánico	Biótico	---	---
<i>Zanthoxylum</i>	Gondwánico	Biótico	---	---

8.4 Envolturas bioclimáticas de los taxones palinológicos y de la vegetación parental

Las envolturas bioclimáticas de 51 taxones palinológicos mostraron una distribución ambiental unimodal (Figura 8). Los taxones en esta situación fueron *Abies*, *Acacia*, *Acalypha*, *Alchornea*, *Alnus*, Apocynaceae, Arecaceae, *Begonia*, Bignoniaceae, *Brosimum*, *Bursera*, *Byrsonima*, *Cassia*, *Cecropia*, *Celtis*, Clusiaceae, Convolvulaceae, *Cordia*, *Cupressus-Juniperus*, *Dodonaea*, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Faramea*, *Ficus*, *Fraxinus*, *Hieronyma*, *Hymenaea*, *Ilex*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Machaerium*, Malpighiaceae, Malvaceae, *Mecardonia*, Melastomataceae, Meliaceae, Moraceae, *Myrica*, *Paullinia*, *Protium*, *Quercus*, Rubiaceae, *Sapium*, Sapotaceae, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia*, *Ulmus*, *Vitex* y *Zanthoxylum*. De estos taxones, algunos tuvieron una distribución relativamente simétrica (*Abies*, *Alchornea*, *Cupressus-Juniperus*, *Dodonaea*, *Fraxinus* y *Liquidambar*), mientras que, los taxones restantes tuvieron una distribución asimétrica (Figura 8). Por otra parte, las envolturas bioclimáticas del polen de Anacardiaceae y Umbelliferae mostraron una distribución ambiental bimodal (Figura 8). Además, la envoltura bioclimática del polen de *Pinus* mostró una distribución ambiental trimodal (Figura 8).

Las envolturas bioclimáticas del polen de *Alnus*, Anacardiaceae, *Pinus*, *Ulmus* y Umbelliferae mostraron una distribución ambiental elongada en valores de precipitación anual (Figura 8). Por el contrario, las envolturas bioclimáticas de 43 taxones palinológicos mostraron una distribución ambiental elongada en valores de altitud (Figura 8). Los taxones en este caso fueron *Acacia*, *Acalypha*, Apocynaceae, Arecaceae, *Begonia*, Bignoniaceae, *Brosimum*, *Bursera*, *Byrsonima*, *Cassia*, *Cecropia*, *Celtis*, Clusiaceae, Convolvulaceae, *Cordia*, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Faramea*, *Ficus*, *Hieronyma*, *Hymenaea*, *Ilex*, *Juglans*, *Machaerium*, Malpighiaceae, Malvaceae, *Mecardonia*, Melastomataceae, Meliaceae, Moraceae, *Myrica*, *Paullinia*, *Protium*, *Quercus*, Rubiaceae, *Sapium*, Sapotaceae, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia*, *Vitex* y *Zanthoxylum*.

Todas las envolturas bioclimáticas de los taxones de la vegetación parental mostraron una distribución ambiental unimodal (Figura 8). De estos taxones, algunos tuvieron una distribución aproximadamente simétrica (*Abies*, *Alnus*, *Dodonaea*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Myrica*, *Pinus*, *Quercus* y Umbelliferae), mientras que, los taxones restantes tuvieron una distribución asimétrica (Figura 8).

La envoltura bioclimática de la vegetación parental de *Mecardonia* mostró una distribución ambiental elongada en valores de precipitación anual (Figura 8). Por el contrario, las envolturas bioclimáticas de 43 taxones de la vegetación parental mostraron una distribución ambiental elongada en valores de altitud (*Acacia*, *Acalypha*, *Alchornea*, Anacardiaceae, Apocynaceae, Arecaceae, *Begonia*, Bignoniaceae, *Brosimum*, *Bursera*, *Byrsonima*, *Cassia*, *Cecropia*, *Celtis*, Clusiaceae, Convolvulaceae, *Cordia*, *Cupressus-Juniperus*, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Faramea*, *Ficus*, *Hieronyma*, *Hymenaea*, *Ilex*, *Machaerium*, Malpighiaceae, Malvaceae, , Melastomataceae, Meliaceae, Moraceae, *Paullinia*, *Protium*, Rubiaceae, *Sapium*, Sapotaceae, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia*, *Ulmus*, *Vitex* y *Zanthoxylum*) (Figura 8).

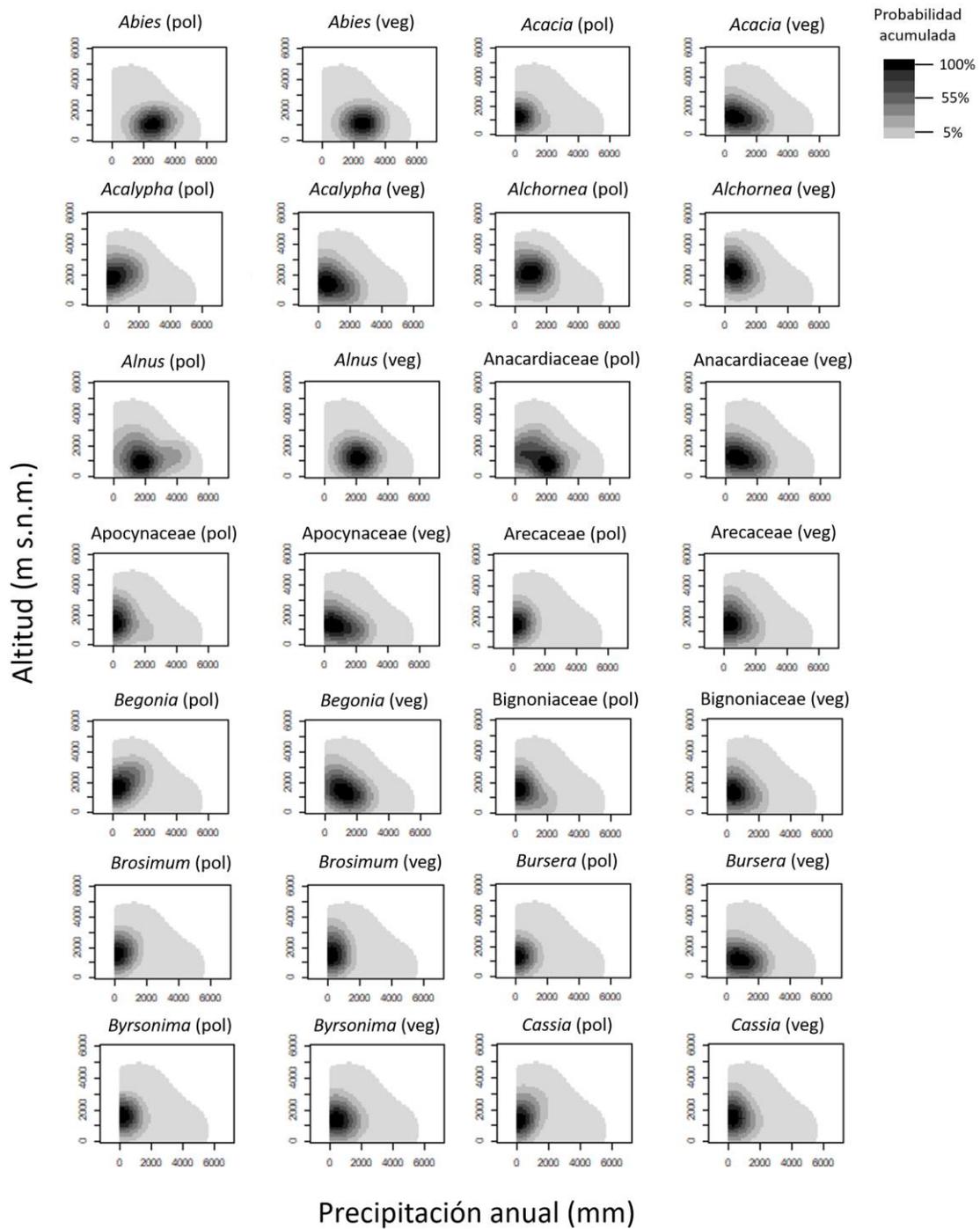


Figura 8. Envolturas bioclimáticas del polen y de la vegetación parental de taxones arbóreos del extremo norte de América tropical.

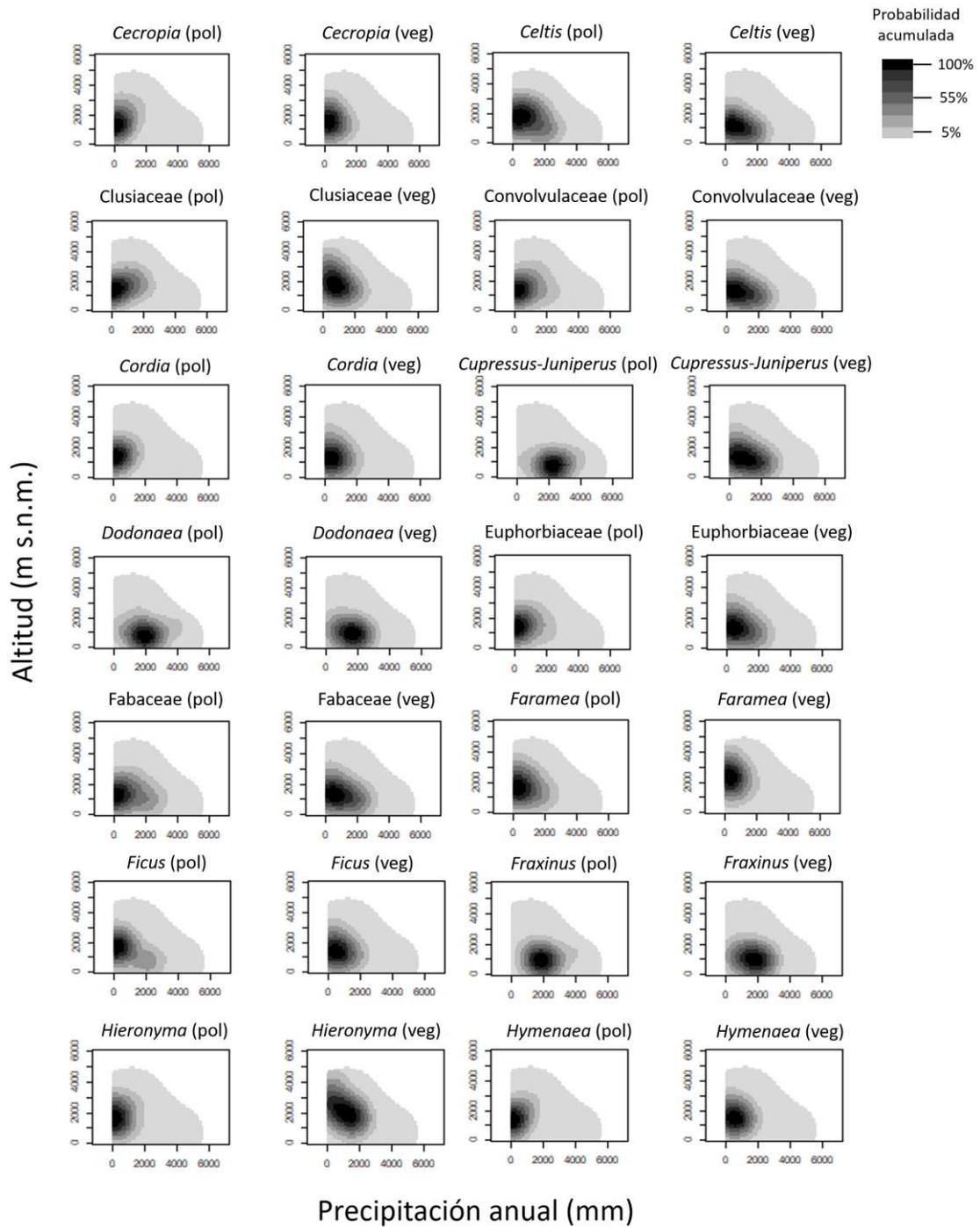


Figura 8. Continuación

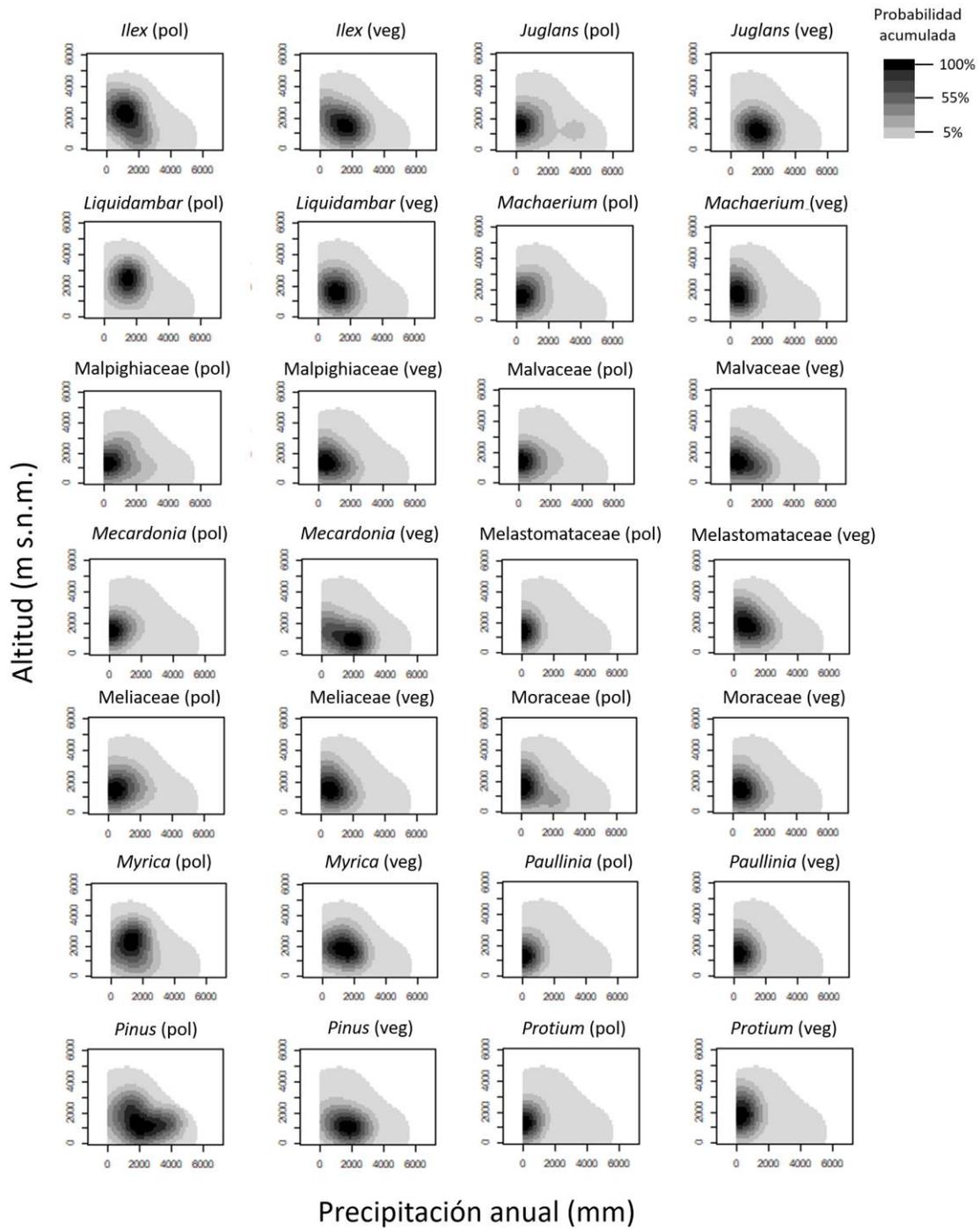


Figura 8. Continuación

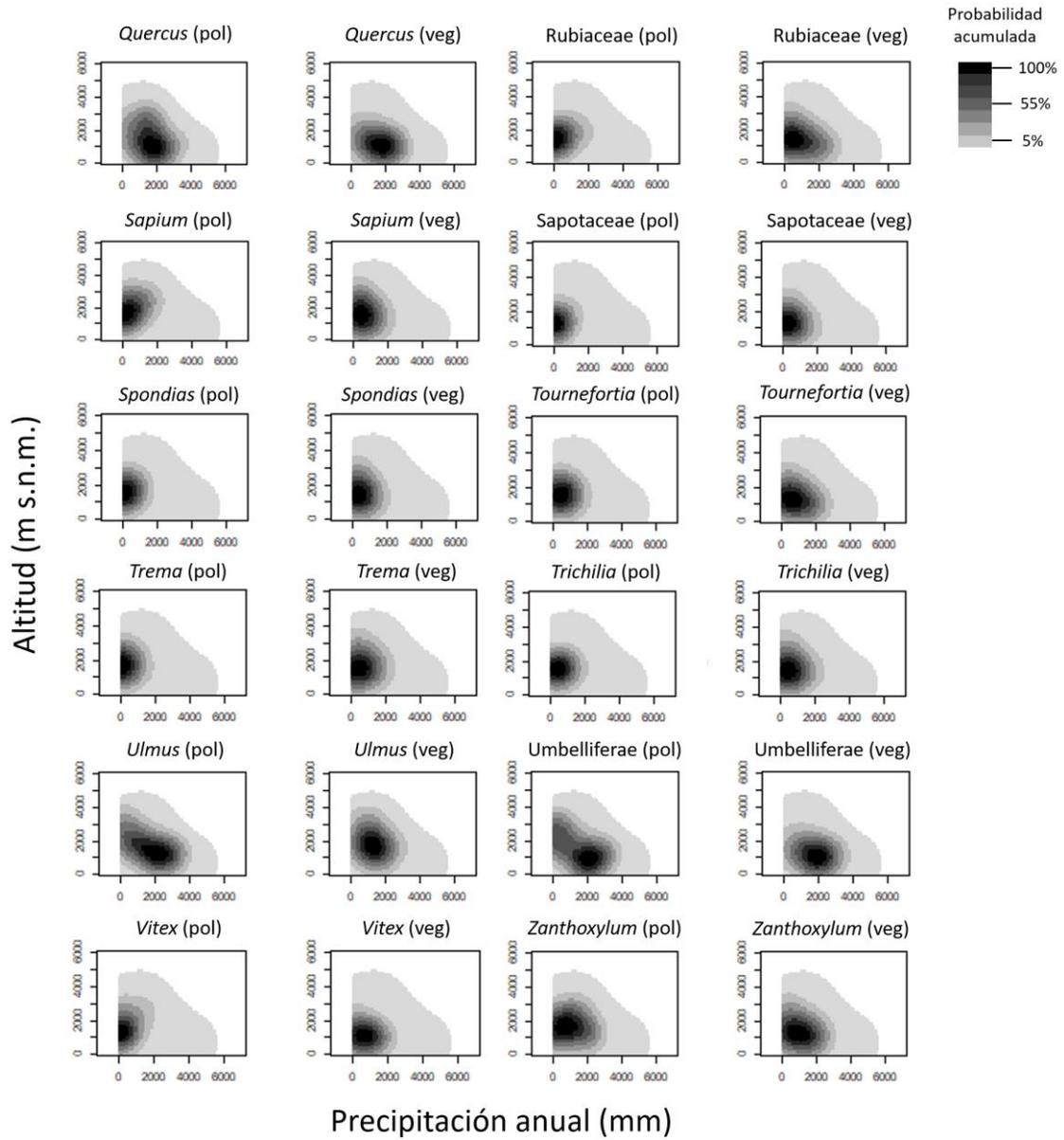


Figura 8. Continuación

8.5 Diferencia entre las envolturas bioclimáticas de los taxones palinológicos y de la vegetación parental

La relación polen-vegetación de 46 taxones arbóreos mostró que el polen refleja a la vegetación parental en más del 50% del espacio ambiental del área de estudio. Los taxones en esta situación fueron *Abies*, *Acacia*, *Acalypha*, *Alchornea*, *Alnus*, Anacardiaceae, Apocynaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, *Brosimum*, *Byrsonima*, *Cassia*, *Cecropia*, *Celtis*, Clusiaceae, Convolvulaceae, *Cordia*, *Dodonaea*, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Faramea*, *Ficus*, *Fraxinus*, *Hymenaea*, *Ilex*, *Machaerium*, Malpighiaceae, Malvaceae, Meliaceae, Moraceae, *Myrica*, *Paullinia*, *Pinus*, *Protium*, *Quercus*, Rubiaceae, *Sapium*, Sapotaceae, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia*, *Ulmus*, Umbelliferae, *Vitex* y *Zanthoxylum* (Figura 9). En contraste, la relación polen-vegetación de *Cupressus-Juniperus* y *Liquidambar* estuvo caracterizada por pautas de sobrerrepresentación del polen con respecto a la vegetación parental en el espacio ambiental del área de estudio. Por último, la relación polen-vegetación de seis taxones arbóreos presentó pautas de subrepresentación del polen con respecto a la vegetación parental en el espacio ambiental del área de estudio. Los taxones en este caso fueron *Begonia*, *Bursera*, *Hieronyma*, *Juglans*, *Mecardonia* y Melastomataceae (Figura 9).

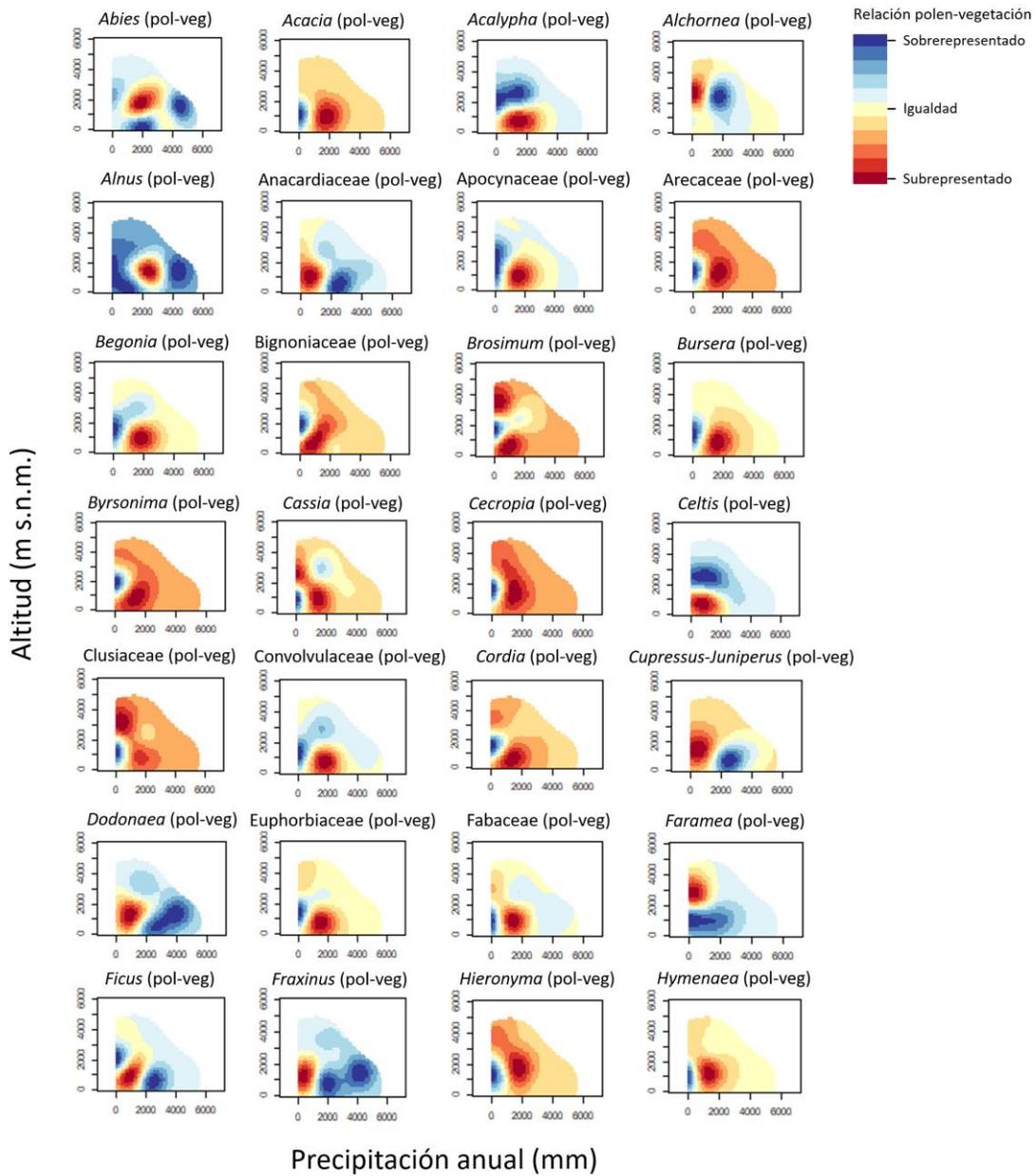


Figura 9. Diferencia entre las envolturas bioclimáticas del polen y de la vegetación parental de taxones arbóreos del extremo norte de América tropical.

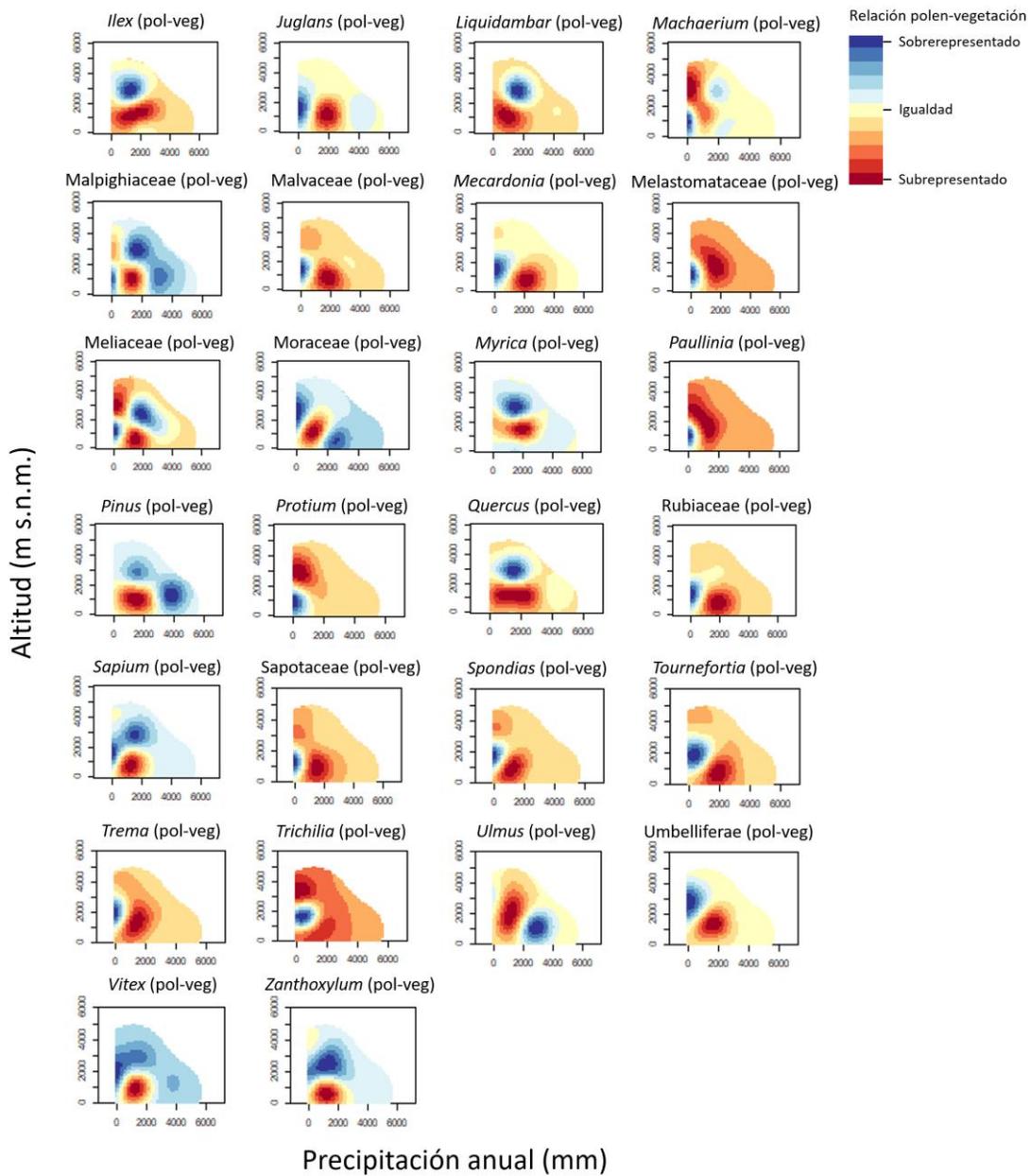


Figura 9. Continuación

9. Discusión

9.1 Envoltura bioclimática regional

En términos geomorfológicos, el área de estudio está considerada como una de las regiones más complejas y diversas de la Tierra (Jackson *et al.*, 1996). La superficie del área de estudio es de unos 2 millones de km², de la cual más o menos el 75% está a una altitud inferior a 2,500 m s.n.m. (NASA, 2005). La mayoría de la superficie del área de estudio tiene contacto constante con vientos cargados de humedad provenientes del mar (Campbell, 1999; Körner y Spehn, 2002; Rzedowski, 1978). Estos vientos que circulan del mar hacia el continente chocan contra las montañas, ascienden, se enfrían y descargan humedad en forma de precipitación en las laderas ubicadas a barlovento (von Humboldt y Bonpland, 1805). Los vientos que pasan al otro lado de las montañas descienden, se calientan y generan condiciones áridas en las laderas ubicadas a sotavento (von Humboldt y Bonpland, 1805). Por esta razón, la mayoría de los valores de precipitación de entre 850 y 5,375 mm anuales en el área de estudio, se encontraron generalmente a través del intervalo altitudinal que va desde 0 hasta 2,500 m s.n.m., donde sucede el aporte constante de humedad marina. Los valores de precipitación anual más probables en el área de estudio (*i.e.*, de entre 1,375 y 2,125 mm anuales) fueron observados en un intervalo altitudinal de entre 0 y 1,750 m s.n.m., como respuesta de la confluencia de vientos cargados de humedad marina a escala local (Monsiño-Alemán y García, 1974). Por su parte, las zonas ambientales con valores de precipitación de entre 260 y 849 mm anuales, en un intervalo altitudinal de entre 0 y 4,750 m s.n.m., resultaron ser menos probables en el área de estudio, excepto por aquellas asociadas a la sombra de lluvia orográfica.

Aunque la distribución geográfica de los cuerpos de agua muestreados es irregular (Figura 4), su distribución en el espacio ambiental refleja de manera razonable la distribución probabilística del espacio ambiental regional (Figura 7). Las zonas ambientales más probables en el área de estudio (*i.e.*, con una probabilidad acumulada de más del 75%) estuvieron muy bien representadas en el muestreo por una alta presencia de cuerpos de agua, los cuales se distribuyen principalmente en la península de Yucatán. Las zonas ambientales con una probabilidad entre el 35 y 75% en el área de estudio estuvieron bien representadas en el muestreo por una presencia adecuada de cuerpos de agua presentes en

las regiones de la faja volcánica transmexicana y de las sierras de Chiapas (México) y Guatemala. Sin embargo, algunas zonas ambientales están submuestreadas; tal es el caso de zonas ambientales con valores de precipitación de entre 260 y 849 mm anuales, en un intervalo altitudinal de entre 0 y 4,750 m s.n.m. (Figura 7). Dichas zonas ambientales ocurren en la cuenca del río Balsas, en el istmo de Tehuantepec y en la cima de las montañas más altas de la faja volcánica transmexicana (Hijmans *et al.*, 2005; NASA, 2005). Estas regiones geográficas están submuestreadas en este estudio, debido a la baja presencia de cuerpos de agua, la cual se asocia con un balance hídrico regional negativo (Alcocer y Escobar, 1996; Thornthwaite y Mather, 1955). Así mismo, en términos geomorfológicos, las pendientes altas de estas regiones geográficas no favorecen el desarrollo de cuerpos de agua.

9.2 Autocorrelación espacial de los taxones palinológicos

El polen de 12 taxones arbóreos mostró autocorrelación espacial. Los taxones en esta situación fueron *Abies*, *Alnus*, Bignoniaceae, *Byrsonima*, *Cupressus-Juniperus*, *Dodonaea*, *Faramaea*, *Juglans*, Malvaceae, Melastomataceae, Moraceae y *Ulmus* (Tabla 1, Apéndice III). La presencia de autocorrelación espacial de los taxones palinológicos se debe probablemente a la alta capacidad de dispersión del polen, influenciada por los mecanismos de polinización de los taxones de la vegetación parental. Un ejemplo de ello es el polen de *Abies* y *Dodonaea*, el cual, por acción del viento, se ha encontrado diseminado hasta 60 km a partir de la vegetación parental (Arista y Talaveras, 1994; Reddi *et al.*, 1980; Sing y Owens, 1982).

El polen de 42 taxones arbóreos no mostró autocorrelación espacial. Los taxones en este caso fueron *Acacia*, *Acalypha*, *Alchornea*, Anacardiaceae, Apocynaceae, Arecaceae, *Begonia*, *Brosimum*, *Bursera*, *Cassia*, *Cecropia*, *Celtis*, Clusiaceae, Convolvulaceae, *Cordia*, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Ficus*, *Fraxinus*, *Hieronyma*, *Hymenaea*, *Ilex*, *Liquidambar*, *Machaerium*, Malpighiaceae, *Mecardonia*, Meliaceae, *Myrica*, *Paullinia*, *Pinus*, *Protium*, *Quercus*, Rubiaceae, *Sapium*, Sapotaceae, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia* Umbelliferae, *Vitex* y *Zanthoxylum* (Tabla 1, Apéndice III). Los mecanismos de polinización de la mayoría estos taxones arbóreos involucran agentes bióticos, lo que implica una baja producción de polen y seguramente una señal palinológica estrechamente

asociada a la presencia de la vegetación parental (Bush y Rivera, 1998, 2001). Un ejemplo de ello es el polen de Fabaceae, el cual, por acción de insectos, se ha encontrado diseminado hasta 500 m a partir de la vegetación parental en áreas conservadas, y hasta 2 km en áreas abiertas, taladas o de terrenos de cultivo (Dick *et al.*, 2003; Le Roux *et al.*, 2014; Moraes *et al.*, 2017). La baja capacidad de dispersión del polen garantiza una representatividad polínica a escala local, lo que resulta en la ausencia de autocorrelación espacial.

Pinus y *Quercus* representan casos particulares de ausencia de autocorrelación espacial. Estos taxones arbóreos presentan el mecanismo de polinización por agentes abióticos, lo que involucra una alta productividad de polen que es acarreada por el viento a largas distancias con respecto a la ubicación geográfica de la vegetación parental (Bush y Rivera, 1998, 2001; Richards, 1997). La ausencia de autocorrelación espacial en el polen de *Pinus* y *Quercus* podría relacionarse con la dispersión aleatoria del polen, dada la producción masiva del mismo (Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997). En la medida en que, el polen de *Pinus* y *Quercus* se dispersa en todas direcciones y en grandes cantidades, es prácticamente imposible encontrar una relación sistemática que permita modelar su variabilidad con respecto al espacio geográfico. Adicionalmente, la alta diversidad específica de *Pinus* y *Quercus* podría estar aportando variabilidad adicional que oscurece aún más la señal palinológica (Nixon 2006; Richardson, 1998).

9.3 Envolturas bioclimáticas de los taxones palinológicos y de la vegetación parental

Se encontraron distribuciones ambientales unimodales en la mayoría de los taxones palinológicos y en todos los taxones de la vegetación parental (Figura 8). La distribución ambiental unimodal es el tipo más común de distribución que se encuentra en la naturaleza (Maguire, 1973). De esta manera, los datos presentados en esta tesis en su mayoría corresponden a distribuciones naturales, tanto de los taxones palinológicos como de los taxones de la vegetación parental.

Los resultados de las envolturas bioclimáticas de los 54 taxones de la vegetación parental concuerdan, de manera general, con los modelos propuestos por Maguire (1973) sobre la estructura de la envoltura bioclimática de un taxón como respuesta al espacio ambiental. La estructura de las envolturas bioclimáticas de los taxones de la vegetación

parental está relacionada con la Ley del Mínimo de Liebig, la Ley de la Tolerancia de Shelford y la Ley de la Correlación de Maguire. La Ley del Mínimo de Liebig dice que la supervivencia de los individuos de un taxón es deficiente cuando los requerimientos ambientales están por debajo de su umbral mínimo necesario (1840; citado en Odum, 1953). La Ley de la Tolerancia de Shelford se refiere a que los individuos de un taxón prosperan y se reproducen únicamente en un conjunto de requerimientos ambientales (1913; citado en Odum, 1953). La Ley de la Correlación de Maguire menciona que la mayor probabilidad de persistencia de un taxón está fundamentalmente determinada por la cercanía de los individuos hacia sus requerimientos ambientales óptimos (*sensu* Maguire, 1973). La selección natural constituye la principal causa de la Ley de la Correlación de Maguire (Holt y Gaines, 1992).

La distribución ambiental unimodal-simétrica de los taxones de la vegetación parental refleja una especialización a un conjunto de condiciones ambientales. La especialización ambiental de las especies puede permitir un uso más eficiente de recursos o favorecer la evolución de una mayor capacidad competitiva; de modo que, puede llegar a excluir a especies más generalistas (Alexandre *et al.*, 2017; MacArthur y Levins, 1964, 1967; Miller, 1967; Taylor *et al.*, 2018). Por su parte, al igual que sucede con el polen, la distribución ambiental unimodal-asimétrica de los taxones de la vegetación parental refleja posiblemente la presencia de distintas afinidades ambientales de taxones hermanos (*e.g.*, Bourg *et al.*, 2005; Raxworthy *et al.*, 2003; Rödder *et al.*, 2011).

La distribución ambiental unimodal-simétrica de los taxones palinológicos refleja una pauta de dispersión del polen, la cual se concentra alrededor de valores específicos del espacio ambiental y disminuye paulatinamente hacia la periferia. Esta distribución está seguramente asociada a una estrecha dependencia de las condiciones ambientales de la vegetación parental y podría explicarse por una baja producción de polen o por limitaciones físicas en la dispersión del mismo. Por ejemplo, *Cupressus-Juniperus* es un taxón arbóreo polinizado por agentes abióticos y, a pesar de ello, presentó una distribución ambiental unimodal-simétrica. El polen de *Cupressus-Juniperus* es relativamente pesado y, por ende, tiene baja capacidad de dispersión del mismo con respecto a la ubicación geográfica de la vegetación parental (Bortenschlager, 1990). Así, mientras que, la producción de polen por

parte de los taxones de la vegetación parental es un factor preponderante en la representatividad polínica, la capacidad de dispersión del mismo juega un papel importante al definir la extensión de las superficies de probabilidad a través del espacio ambiental.

La representación del polen se refiere a la tendencia decreciente de su presencia en espacios alejados de la vegetación parental y a la tendencia ascendente de su presencia cuando se halla cerca de esta (Bush y Rivera, 1998). Aunque esta puede estar afectada por la producción de polen por parte de los taxones de la vegetación parental, sea probablemente preponderante la capacidad de dispersión del mismo (Bush, 1995; Bush y Rivera, 2001; Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997). Esto sugiere que las distribuciones ambientales de los taxones palinológicos no se pueden explicar simplemente por los mecanismos de polinización de los taxones de la vegetación parental. Ciertamente, la producción de polen por parte de los taxones de la vegetación parental y la capacidad de acarreo de parte de los agentes dispersores del mismo son los responsables de la estructura de la envoltura bioclimática de un taxón palinológico.

La distribución ambiental multimodal y la distribución ambiental unimodal-asimétrica de los taxones palinológicos son básicamente resultado de la alta diversidad específica de los taxones de la vegetación parental. En las regiones tropicales, la taxonomía vegetal es extremadamente diversa (*e.g.*, Barthlott *et al.*, 2005; Delgadillo, 1994; Ulloa-Ulloa *et al.*, 2017). No obstante, esta taxonomía vegetal muy pocas veces puede ser directamente reflejada por la taxonomía palinológica (*e.g.*, Bush *et al.*, 2020; Punyasena, 2008). En la palinología, la dificultad radica en que la identificación taxonómica a nivel de especie casi nunca es posible, debido a la divergencia o la convergencia morfológica del polen a nivel de género y familia (Ferguson, 1985; Grew, 1682; Malpighi, 1901). Por ejemplo, *Pinus* y *Quercus* son taxones arbóreos que presentan una alta diversidad de especies en el área de estudio (Nixon 2006; Richardson, 1998). Esto sumado a una alta dispersión del polen por agentes abióticos, hace que estos taxones arbóreos presenten una pauta de distribución multimodal y unimodal-asimétrica en el espacio ambiental regional, respectivamente.

9.4 Relación polen-vegetación de los taxones arbóreos del extremo norte de América tropical

Una estrecha relación polen-vegetación se presenta porque el polen no se dispersa a largas distancias, la vegetación está bien representada en los espectros de polen y, además, existe una buena identificación taxonómica de los taxones palinológicos (Bush, 1995; Bush y Rivera, 1998). Dado que el polen tiene problemas de identificación taxonómica y las relaciones polen-vegetación son raramente uno a uno, una relación polen-vegetación en la que se presenta un nivel de traslape de más del 50% se considera buena (Bush, 2000; Punyasena, 2008; Urrego *et al.*, 2011). La relación polen-vegetación de 46 taxones arbóreos mostró que el polen refleja a la vegetación parental en más del 50% en el espacio ambiental del área de estudio. Los taxones en esta situación fueron *Abies*, *Acacia*, *Acalypha*, *Alchornea*, *Alnus*, Anacardiaceae, Apocynaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, *Brosimum*, *Byrsonima*, *Cassia*, *Cecropia*, *Celtis*, Clusiaceae, Convolvulaceae, *Cordia*, *Dodonaea*, Euphorbiaceae, Fabaceae, *Faramaea*, *Ficus*, *Fraxinus*, *Hymenaea*, *Ilex*, *Machaerium*, Malpighiaceae, Malvaceae, Meliaceae, Moraceae, *Myrica*, *Paullinia*, *Pinus*, *Protium*, *Quercus*, Rubiaceae, *Sapium*, Sapotaceae, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia*, *Ulmus*, Umbelliferae, *Vitex* y *Zanthoxylum* (Figura 9). Los mecanismos de polinización de la mayoría estos taxones arbóreos involucran agentes bióticos, lo que implica una baja producción de polen y seguramente una señal palinológica estrechamente asociada a la presencia de la vegetación parental (Bush y Rivera, 1998, 2001). Sin embargo, en algunos casos como *Abies* y *Dodonaea* se presenta una dispersión asociada a agentes abióticos, siendo posiblemente la estrecha relación entre el polen y la vegetación parental un resultado de su baja capacidad de dispersión. Aunque el polen de *Abies* y *Dodonaea* tiene sacos aéreos que facilitan teóricamente su dispersión, su peso incide negativamente sobre su flotabilidad en el aire (Arista y Talaveras, 1994; Reddi *et al.*, 1980; Sing y Owens, 1982). Por lo tanto, se debe de tener cuidado al realizar interpretaciones paleoambientales y biogeográficas basándose en esta señal palinológica.

La relación polen-vegetación de *Cupressus-Juniperus* y *Liquidambar* estuvo caracterizada por pautas de sobrerrepresentación del polen con respecto a la vegetación parental en el espacio ambiental del área de estudio (Figura 9). Estas pautas de

sobrerrepresentación polínica pueden derivarse de numerosos factores, tales como la dispersión del polen a largas distancias, la producción masiva de polen por parte de los taxones de la vegetación parental, la alta resistencia del polen a la degradación, e incluso la incorrecta identificación taxonómica de los taxones palinológicos (Bush, 1995; Bush y Rivera, 1998, 2001; Havinga, 1967; Hicks, 2006; Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997). En la medida en que, los taxones vegetales están representados de manera excesiva en los espectros de polen, tanto fósil como moderno, son obvios los efectos de la producción masiva de polen por parte de los taxones de la vegetación parental y la dispersión del polen a largas distancias sobre las pautas de sobrerrepresentación polínica (Bush, 1995; Bush y Rivera, 1998, 2001; Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997). En cuanto a la preservación diferencial del polen, esta puede causar que los taxones palinológicos con alta resistencia a la degradación estén sobrerrepresentados en los espectros de polen con respecto a aquellos con baja resistencia a la degradación (Havinga, 1967; Hicks, 2006). Así mismo, la incorrecta identificación taxonómica de los taxones palinológicos puede producir pautas espurias de representación polínica en zonas ambientales donde los taxones de la vegetación parental están ausentes (*e.g.*, Gajewski *et al.*, 2002).

La relación polen-vegetación de seis taxones arbóreos presentó pautas de subrepresentación del polen con respecto a la vegetación parental en el espacio ambiental del área de estudio. Los taxones en este caso fueron *Begonia*, *Bursera*, *Hieronyma*, *Juglans*, *Mecardonia* y *Melastomataceae* (Figura 9). A diferencia de las pautas de sobrerrepresentación polínica, el polen subrepresenta a la vegetación parental debido a la deforestación, a la baja resistencia del polen a la degradación, a problemas en la identificación taxonómica de los taxones palinológicos y a una baja producción de polen por parte de los taxones de la vegetación parental (Bush, 1995; Bush y Rivera, 2001; Havinga, 1967; Hicks, 2006; Islebe *et al.*, 2001). Cabe destacar que, la subrepresentación polínica de los taxones vegetales en los espectros de polen fósil no es un problema, porque un bajo número de granos de polen o esporas son suficientes para indicar la presencia de taxones vegetales a escala local (*e.g.*, Carvalho *et al.*, 2021; Jaramillo *et al.*, 2006). Igualmente, la elaboración de las preparaciones de polen por medio de un agente oxidante y las fuerzas mecánicas ejercidas durante la técnica de separación son factores que pueden

alterar la composición de las muestras polínicas, empobreciendo la representatividad de los taxones palinológicos más susceptibles a la degradación (Havinga, 1967; Hicks, 2006).

10. Conclusiones

La estructura de la envoltura bioclimática regional es resultado de la ubicación geográfica del área de estudio y de su complejidad topográfica. La distribución de los cuerpos de agua muestreados en el espacio ambiental es parecida a la distribución probabilística del espacio ambiental regional, pues la mayoría de los cuerpos de agua del área de estudio se distribuyen en zonas ambientales con una probabilidad acumulada de más del 35%.

Un paso fundamental para el modelado de la envoltura bioclimática de un taxón palinológico es determinar la presencia o la ausencia de autocorrelación espacial de los datos de entrada, dada la falta de sistematicidad en el muestreo de polen moderno en cuerpos de agua. La presencia de autocorrelación espacial de los taxones palinológicos surge probablemente de la alta capacidad de dispersión del polen, influenciada por los mecanismos de polinización de los taxones de la vegetación parental, como es el caso de *Abies*. Por su parte, la ausencia de autocorrelación espacial de los taxones palinológicos está posiblemente influenciada por una baja producción de polen o una producción masiva de polen por parte de los taxones de la vegetación parental, como es el caso de *Bursera* y *Pinus*, respectivamente. Cuando la producción de polen es muy baja, es improbable que este se pueda dispersar a largas distancias y, por ende, se reduce la posibilidad de la autocorrelación espacial. Por el contrario, cuando la producción de polen es masiva, este se dispersa de manera aleatoria, reduciendo las posibilidades de encontrar una pauta sistemática en el espacio geográfico.

La forma y el tamaño de la envoltura bioclimática de un taxón palinológico están relacionados con la capacidad de dispersión del polen y la producción del mismo por parte de los taxones de la vegetación parental. Las distribuciones ambientales multimodales de los taxones palinológicos son probablemente consecuencia de la falta de resolución taxonómica o la mala identificación taxonómica de los taxones palinológicos. En este sentido, los modelos de envoltura bioclimática son de mayor utilidad cuando abordan taxones palinológicos con la menor cantidad de error posible con respecto a su identidad taxonómica.

La forma y el tamaño de la envoltura bioclimática de un taxón vegetal son posiblemente resultado de su tolerancia fisiológica a las condiciones ambientales. Dentro de

la envoltura bioclimática de un taxón vegetal, existen zonas ambientales con alta probabilidad de ocupación y zonas ambientales con baja probabilidad de ocupación. Estas pautas de ocupación diferencial dentro de la envoltura bioclimática de un taxón vegetal son principalmente ocasionadas por la selección natural. Las distribuciones ambientales multimodales de los taxones de la vegetación parental reflejan probablemente la presencia de distintas afinidades ambientales de taxones hermanos.

En relación a la primera pregunta de investigación, respecto a la existencia de una relación sistemática entre las envolturas bioclimáticas de los espectros de polen y la vegetación parental, la respuesta general es no. Aunque fue posible encontrar sistematicidad en la relación polen-vegetación para 46 de 54 taxones arbóreos, esta tesis demuestra que la naturaleza de dicha relación está mediada por muchos factores (*e.g.*, la capacidad de dispersión del polen, la producción del polen por parte de los taxones de la vegetación parental, la falta de resolución taxonómica de los taxones palinológicos). La complejidad de estos factores y sus interacciones impiden la posibilidad de generalizar la relación polen-vegetación de taxones vegetales.

En relación a la segunda pregunta de investigación, sobre si los mecanismos de polinización de las plantas definen la relación polen-vegetación de taxones vegetales en el espacio ambiental, la respuesta general también es no. De acuerdo con los resultados de esta tesis, los mecanismos de polinización de las plantas no determinan la relación polen-vegetación de taxones vegetales, aunque pueden ejercer algún grado de influencia. Los mecanismos de polinización de las plantas están asociados de manera directa con la cantidad de polen que produce un individuo, pero no con su capacidad de dispersión. La capacidad de dispersión del polen juega un papel importante en la relación polen-vegetación de taxones vegetales.

A pesar de que se esperaba que los taxones vegetales polinizados por agentes abióticos se distinguieran por una relación difusa entre la distribución del polen y la vegetación parental en el espacio ambiental, hay casos específicos donde además de la alta producción de polen, se necesita que el mismo se pueda dispersar, como es el caso de *Abies* (Figura 10). Por otro lado, tal como estaba previsto, los taxones vegetales polinizados por agentes bióticos se caracterizaron por una estrecha relación entre la distribución del polen y

la vegetación parental en el espacio ambiental (Figura 10). No obstante, existen casos particulares donde una alta capacidad de dispersión del polen por parte de los agentes bióticos promueve una relación polen-vegetación difusa, como es el caso de *Begonia* y *Hieronyma* (Figura 10).

Mediante el modelado y la comparación de los modelos de envoltura bioclimática del polen y de la vegetación parental de algunos taxones vegetales del extremo norte de América tropical, se pudo identificar que la relación polen-vegetación de 31 taxones arbóreos mostró que el polen refleja a la vegetación parental en más del 70% en el espacio ambiental del área de estudio (Figura 10). Este grupo de taxones notables por este resultado incluye a *Abies*, *Alchornea*, *Arecaceae*, *Bignoniaceae*, *Brosimum*, *Byrsonima*, *Cassia*, *Cecropia*, *Clusiaceae*, *Convolvulaceae*, *Cordia*, *Dodonaea*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Ficus*, *Fraxinus*, *Machaerium*, *Malpighiaceae*, *Malvaceae*, *Meliaceae*, *Moraceae*, *Myrica*, *Paullinia*, *Quercus*, *Sapium*, *Sapotaceae*, *Spondias*, *Tournefortia*, *Trema*, *Trichilia* y *Zanthoxylum*. En fuerte contraste, se reconoció que la relación polen-vegetación de *Cupressus-Juniperus* y *Juglans* mostró que el polen refleja a la vegetación parental en menos del 30% en el espacio ambiental del área de estudio (Figura 10). En cualquier caso, es evidente que los mecanismos de polinización de las plantas no se distribuyen de manera sistemática en el plano producido por los porcentajes de sobrerrepresentación y subrepresentación polínica (Figura 10).

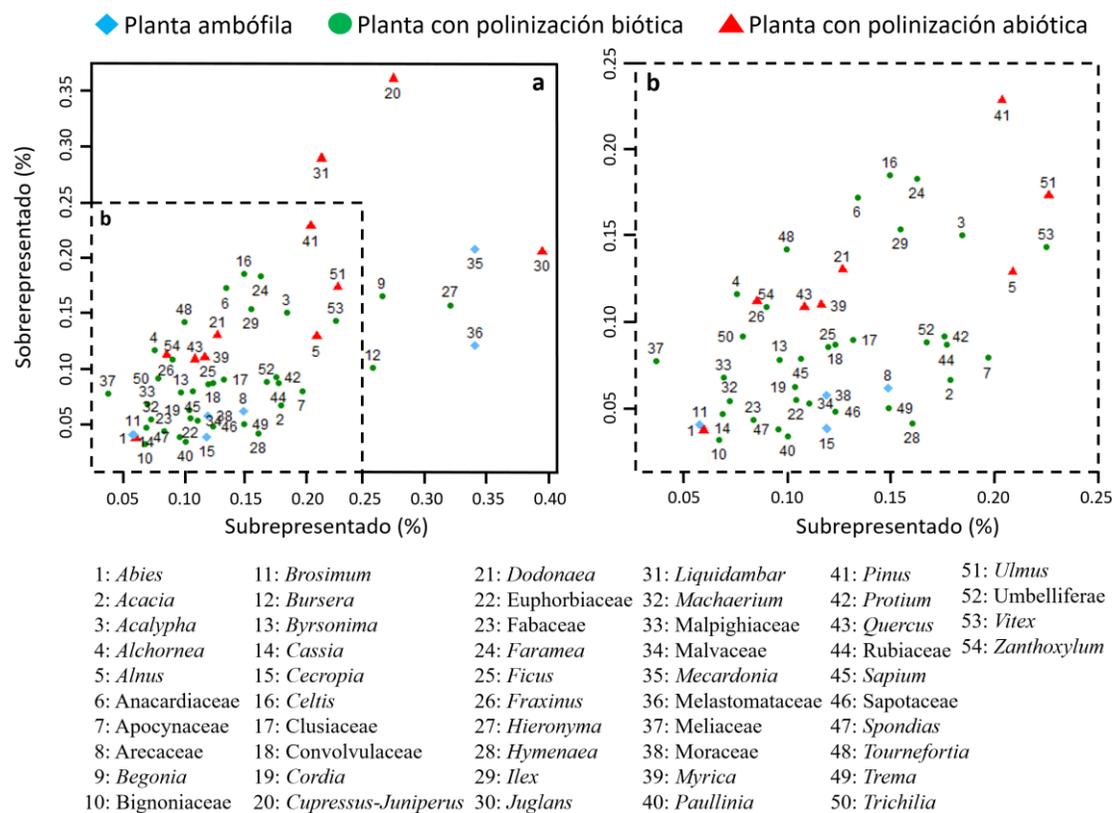


Figura 10. Relación polen-vegetación de taxones arbóreos del extremo norte de América tropical. a) Taxones arbóreos del extremo norte de América tropical cuyo polen refleja a la vegetación parental en menos del 50% en el espacio ambiental regional. b) Taxones arbóreos del extremo norte de América tropical cuyo polen refleja a la vegetación parental en más del 50% en el espacio ambiental regional.

El modelado de envoltura bioclimática demostró ser en general una herramienta útil para la comprensión de la relación polen-vegetación de taxones vegetales. Los resultados obtenidos indican que es posible predecir la relación polen-vegetación de un taxón vegetal únicamente a partir de registros de presencia y que pueden llegar a tener un potencial enorme para hacer mejores interpretaciones paleoambientales y biogeográficas de los registros fósiles.

11. Referencias

- Alcocer**, D. J. y E. Escobar. 1996. Limnological regionalization of Mexico. *Lake and Reservoirs: Research and Management*, 2: 55-69.
- Alexandre**, H., J. Faure, S. Ginzburg, J. Clark y S. Joly. 2017. Bioclimatic niches are conserved and unrelated to pollination syndromes in antillean Gesneriaceae. *Royal Society Open Science*, 4: 170293.
- Alves**, D. M. C. C., J. A. F. Diniz-Filho y F. Villalobos. 2017. Geographic diversification and the effect of model and data inadequacies: the bat diversity gradient as a case study. *Biological Journal of the Linnean Society*, 121 (4): 894-906.
- Andersen**, S. T. 1974. Wind conditions and pollen deposition in a mixed deciduous forest. *Grana*, 14: 64-77.
- Araújo**, M. B. y A. T. Peterson. 2012. Uses and misuses of bioclimatic envelope modeling. *Ecology*, 93 (7): 1527-1539.
- Arista**, M. y S. Talaveras. 1994. Pollen dispersal capacity and pollen viability of *Abies pinsapo*. *Silvae Genetica*, 43, 155-158.
- Arriaga**, C. L., S. V. Aguilar y D. J. Alcocer. 2000. *Aguas continentales y diversidad biológica*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de México.
- Austin**, M. P., A. O. Nicholls y C. R. Margules. 1990. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs*, 60 (2): 161-177.
- Baker**, H. G. 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science*, 139: 877-883.
- Baker**, H. G. y P. D. Hurd. 1968. Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology*, 13: 385-414.
- Barret**, S. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 358: 991-1004.

- Barret**, S. C. H., L. D. Harder y A. C. Worley. 1996. The comparative biology of pollination and mating in flowering plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 351: 1271-1280.
- Barthlott**, W., J. Mutke, D. Rafiqpoor, G. Kier y H. Kreft. 2005. Global centers of vascular plant diversity. *Nova Acta Leopoldina*, 92 (342): 61-83.
- Bartlein**, P. J., I. C. Prentice, y T. Webb III. 1986. Climatic response surfaces from pollen data for some eastern North American taxa. *Journal of Biogeography*, 13: 35–57.
- Beard**, J. S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology*, 36: 89-100.
- Beck**, H., N. E. Zimmermann, T. R. McVicar, N. Vergopolan, A. Berg y E. F. Wood. 2018. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data*, 5: 180214.
- Bennet**, K. D. y K. J. Willis. 2002. Pollen. 5-32 pp. En: Smol, J. P., H. J. B. Birks, W. M. Last, R. S. Bradley y K. Alverson (Eds.) *Tracking environmental change using lake sediments*. Springer Science, Ottawa.
- Bhattacharya**, T., T. Beach y D. Wahl. 2011. An analysis of modern pollen rain from the Maya lowlands of northern Belize. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 164: 109–120.
- Birks**, H. J. B. y H. H. Birks. 1980. *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold, London (Reprinted 2004 by the Blackburn Press, New Jersey).
- Birks**, H. J. B. y A. D. Gordon. 1985. *Numerical methods in Quaternary pollen analysis*. Elsevier Academic Press, London.
- Blonder**, B., C. Lamanna, C. Violle y B. J. Enquist. 2014. The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, 23: 595-609.
- Books**, J. y G. Shaw. 1998. Sporopollenin: a review of its chemistry, paleochemistry and geochemistry. *Grana*, 17: 91-97.
- Bortenschlager**, S. 1990. Aspect of pollen morphology in the Cupressaceae. *Grana*, 29 (2): 129-138.

Bourg, N. A., W. J. McShea y D. E. Gill. 2005. Putting a classification and regression tree before the search: succesful habitat prediction for a rare forest herb. *Ecology*, 86: 2793-2804.

Bradshaw, R.H.W. y T. III. Webb. 1985. Relationships between contemporary pollen and vegetation data from Wisconsin and Michigan, U.S. *Ecology*, 66: 721-737.

Broennimann, O., M. C. Fitzpatrick, P. B. Pearman, B. Petitpierre, L. Pellissier, N. G. Yoccoz, W. Thuiller, M.-J. Frtin, C. Randin, N. E. Zimmermann, C. H. Graham y A. Guisan. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 481-497.

Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124 (2): 255-279.

Bullock, S. H. 1994. Wind pollination of neotropical dioecious trees. *Biotropica*, 26: 172-179.

Burnham, R. J. y K. R. Johnson. 2004. South American paleobotany and the origins of neotropical rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 359: 1595-1610.

Bush, M. B. 1991. Modern pollen-rain data from South and Central America: a test of the feasibility of fine-resolution lowland tropical palynology. *The Holocene*, 1: 162-167.

Bush, M. B. 1995. Neotropical plant reproductive strategies and fossil pollen representation. *The American Naturalist*, 145: 594-609.

Bush, M. B. 2000. Deriving response matrices from Central American modern pollen rain. *Quaternary Research*, 54: 132-143.

Bush, M. B. y R. Rivera. 1998. Pollen dispersal and representation in a neotropical rainforest. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7: 379-392.

Bush, M. B. y R. Rivera. 2001. Reproductive ecology and pollen representation among neotropical trees. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 359-367.

- Bush**, M. B., E. Moreno, P. E. De Oliveira E. Asanza y P. A. Colinvaux. 2001. The influence of biogeographic and ecological heterogeneity on amazonian pollen spectra. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 729-743.
- Bush**, M. B., A. Correa-Metrio, R. van Woesik, A. Collins, J. Hanselman, P. Martínez y C. N. H. McMichael. 2020. Modern pollen assemblages of the Neotropics. *Journal of Biogeography*, 00: 1-11.
- Caballero-Rodríguez**, D., S. Lozano-García y A. Correa-Metrio. 2017. Vegetation assemblages of central Mexico through the late Quaternary: modern analogs and compositional turnover. *Journal of Vegetation Science*, 28: 504–514.
- Caballero-Rodríguez**, D., A. Correa-Metrio, S. Lozano-García, S. Sosa-Nájera, B. Ortega, Y. Sánchez-Dzib, K. Aguirre-Navarro y A. Sandoval-Montaña. 2018. Late Quaternary spatiotemporal dynamics of vegetation in central Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 250: 44–52.
- Cabrera**, A. L. y A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Organización de los Estados Americanos (OEA), Washington D.C.
- Calcote**, R. 1995. Pollen source area and pollen productivity: evidence from forest hollows. *Journal of Ecology*, 83: 423-432.
- Campbell**, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. 111-120 pp. En: Duellman, W. (Ed.) *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Cárdenas-Sandí**, G. M., C. R. Shadik, A. Correa-Metrio, W. D. Gosling, R. Cheddadi y M. Bush. 2019. Central American climate and microrefugia: a view from the last interglacial. *Quaternary Science Reviews*, 205: 224-233.
- Carvalho**, R. B., C. A. Jaramillo, F. de la Parra, D. Caballero-Rodríguez, F. Herrera, S. Wing, B. L. Turner, C. D’Apolito, M. Romero-Baéz, P. Narváez, C. Martínez, M. Gutierrez, C. Labandeira, G. Bayona, M. Rueda, M. Paez-Reyes, D. Cárdenas, Á. Duque, J. L. Crowley, C. Santos y D. Silvestro. 2021. Extinction at the end-Cretaceous and the origin of modern neotropical rainforests. *Science*, 372: 63-68.

- Castro-López, V., G. Domínguez-Vázquez, G. A. Islebe, A. G. Priego-Santander y A. Velázquez.** 2020. Modern pollen-vegetation relationships across a landscape mosaic in central Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 283: 104363.
- Chen, Y.** 1988. Pollen source and distribution in a forest hollow in Sylvania, Michigan, U.S. *Pollen et Spores*, 30: 95-110.
- Chevalier, M., B. A. S. Davis, O. Heiri, H. Seppa, B. M. Chase, K. Gajewski, T. Lacourse, R. J. Telford, W. Finsinger, J. Guiot, N. Kuhl, S. Y. Maezumi, J. R. Tipton, V. A. Carter, T. Brussel, L. N. Phelps, A. Dawson, M. Zanon, F. Vallé, C. Nolan, A. Mauri, A. de Vernal, K. Izumi, L. Holmstrom, J. Marsicek, S. Goring, P. S. Sommer, M. Chaput y D. Kupriyanov.** 2020. Pollen-based climate reconstruction techniques for late Quaternary studies. *Earth Science Reviews*, 210: 103384.
- Cohen, K. M., S. C. Finney, P. L. Gibbard y J.-X. Fan.** 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36: 199-204. Disponible en: <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2020-03SpanishAmer.pdf>.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, L. Pérez, A. Schwalb y K. R. Cabrera.** 2011. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene*, 21 (4): 681-692.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, K. R. Cabrera, S. Sully, M. Brenner, D. A. Hodell, J. Escobar y T. Guilderson.** 2012a. Rapid climate change and no-analog vegetation in lowland Central America during the last 86,000 years. *Quaternary Science Reviews*, 38: 63-75.
- Correa-Metrio, A., S. Lozano-García, S. Xelhuantzi-López, S. Sosa-Nájera y S. E. Metcalfe.** 2012b. Vegetation in western central Mexico during the last 50,000 years: modern analogs and climate in Zacapu basin. *Journal of Quaternary Science*, 27 (5): 509-518.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, S. Lozano-García y S. Sosa-Najera.** 2013. Millennial-scale temperature change velocity in the continental northern Neotropics. *PLOS ONE*, 8 (12): e81958.
- Cox, P.A.** 1988. Hydrophilous pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 261-279.

Cox, B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 28: 511-523.

Darlington, J. P. Jr. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. John Wiley and Sons, New York.

Darwin, C. R. 1862. *On the various contrivances by which british and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing*. John Murray, London.

de Klerk, P. 2018. The roots of pollen analysis: the road to Lennart von Post. *Vegetation History and Archaeobotany*, 27: 393-409.

Delcourt, H. R. y P. A. Delcourt. 1991. *Quaternary ecology: a paleoecological perspective*. Chapman and Hall, London.

Delgadillo, C. 1994. Endemism in the neotropical moss flora. *Biotropica*, 26: 12-16.

Dengo, G. 1968. *Estructura geológica, historia tectónica y morfología de América Central*. Instituto Centroamericano de Investigación y Tecnología Industrial, Ciudad de México.

Dick, C. W., G. Etchelecu y F. Austerlitz. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and african honeybees in pristine and fragmented amazonian rainforest. *Molecular Ecology*, 12 (3): 753-764.

Dinerstein, E., D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. The World Bank, Washington D.C.

Domínguez-Vázquez, G., G. A. Islebe y R. Villanueva-Gutiérrez. 2004. Modern pollen deposition in Lacandon forest, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 131: 105-116.

Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. García-Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitao, T. Munkemuller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schroder, A. K. Skidmore, D. Zurell y S. Lautenbach. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36 (1): 27-46.

- Elton**, C. S. 1927. Animal community. 50-70 pp. En: Elton, C. S. (Ed.) *Animal ecology*. Sidwick and Jackson, London.
- Enquist**, B. J., R. Condit, R. K. Peet, M. Schildhauer y B. M. Thiers. 2016. Cyberinfrastructure for an integrated botanical information network to investigate the ecological impacts of global climate change on plant biodiversity. *PeerJ Preprints*, 4: e2615v2.
- Erdtman**, G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy: angiosperms; an introduction to the study of pollen grains and spores*. Almqvist and Wiksell, Stockholm.
- Erdtman**, G. 1960. The acetolysis method: a revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 54: 561-564.
- Erdtman**, G. 1969. *Handbook of palynology: morphology, taxonomy, ecology; an introduction to the study of pollen grains and spores*. Ejnar, Munksgaard.
- Escobar**, J., Y. Serna, N. Hoyos, M. I. Velez y A. Correa-Metrio. 2020. Why we need more paleolimnology studies in the tropics. *Journal of Paleolimnology*, 64: 47-53.
- Fægri**, K. 1966. Some problems of representativity in pollen analysis. *Paleobotanist*, 15: 135-140.
- Fægri**, K. y J. Iversen. 1989. *Textbook of pollen analysis*. John Wiley and Sons, London.
- Fenster**, C. B., W. S. Armbruster, P. Wilson, M. R. Dudash y J. D. Thomson. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 375-403.
- Ferguson**, I. K. 1985. The role of pollen morphology in plant systematics. *Asociación de Palinólogos de Lengua Española (APLE)*, 2: 5-18.
- Fittkau**, E. J. 1969. *Biogeography and ecology in South America*. Dr. W. Junk Publishers, La Haya.
- Fleming**, H. T. y V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plant. *Journal of Mammalogy*, 75 (4): 845-851.
- Franco-Gaviria**, F., D. Caballero-Rodríguez, A. Correa-Metrio, L. Pérez, A. Schwalb, S. Cohuo y L. Macario-González. 2018a. The human impact imprint on modern pollen spectra of the Maya lands. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 70 (1): 61-78.

- Franco-Gaviria**, F., A. Correa-Metrio, C. Cordero-Oviedo, M. López-Pérez, G. M. Cárdenes-Sandí y F. M. Romero. 2018b. Effects of late Holocene climate variability and anthropogenic stressors on the vegetation of the Maya highlands. *Quaternary Science Reviews*, 189: 76-90.
- Fraser**, W. T., A. C. Scott, A. E. S. Forbes, I. J. Glasspool, R. E. Plotnik, F. Kenig y B. H. Lomax. 2012. Evolutionary stasis of sporopollenin biochemistry revealed by unaltered Pennsylvanian spores. *New Phytologist*, 196: 397-401.
- Friedman**, J. y S. C. H. Barrett. 2009. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollinations and mating in wind pollinated plants. *Annals of Botany*, 103 (9): 1515-1527.
- Gajewski**, K., A.-M. Lézine, A. Vincens, A. Delestan y M. Sawada. 2002. Modern climate-vegetation-pollen relations in Africa and adjacent areas. *Quaternary Science Reviews*, 21 (14-15): 1611-1631.
- Gentry**, A. H. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America; Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69 (3): 557-593.
- Gentry**, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographic gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75 (1): 1-34.
- Giannini**, A., Y. Kushnir y M. A. Cane. 2000. Interannual variability of Caribbean rainfall, ENSO, and the Atlantic ocean. *Journal of Climate*, 13, 297-311.
- Gómez**, J. y M. Zamora. 1999. Generalization vs specialization in the pollination system of *hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology*, 80: 796-805.
- Goring**, S., T. Lacourse, M. G. Pellatt y R. W. Mathewes. 2013. Pollen assemblage richness does not reflect regional plant species richness: a cautionary tale. *Journal of Ecology*, 101: 1137-1145.
- Grabandt**, R. A. J. 1980. Pollen rain in relation to arboreal vegetation in the columbian cordillera oriental. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 29: 65-147.

- Graham, A.** 2010. *Late Cretaceous and Cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environments*. University Chicago Press, Chicago.
- Gray, A.** 1888. *Synoptical flora of North America*. Smithsonian Institution, Washington D.C.
- Grew, N.** 1682. *The anatomy of plants, with an idea of a philosophical history of plants, and several other lectures, read before the Royal Society*. W. Rawlins, London.
- Grinnell, J.** 1917a. Field test of theories concerning distribution control. *The American Naturalist*, 51 (602): 115-128.
- Grinnell, J.** 1917b. The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk*, 34: 427-433.
- Grinnell, J.** 1924. Geography and evolution. *Ecology*, 5 (3): 225-229.
- Guisan, A. y W. Thuiller.** 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993–1009.
- Havinga, A. J.** 1967. Palynology and pollen preservation. *Review of Paleobotany and Palynology*, 2: 81-98.
- Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho, C. A. Jaramillo y S. A. Soeller.** 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of the New World birds. *Journal of Biogeography*, 33: 770-780.
- Herrera, C. M.** 1988. Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, 35: 95-125.
- Hicks, S.** 2006. When no pollen does not mean no trees. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15: 253-261.
- Higgins, R. W., K. C. Mo y Y. Yao.** 1998. Internal variability of the U.S. summer precipitation regime with emphasis on the southern monsoon. *Journal of Climate*, 11: 2582-2606.

- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis.** 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965–1978.
- Hogarth, P. J.** 2015. *The biology of mangroves and seagrasses*. Oxford University Press, Oxford.
- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang y J. A. Jr. Tosi.** 1971. *Forest environments in tropical life zones: a pilot study*. Pergamon Press, Oxford.
- Holt, R.D.** 2009. Bringing the Hutchinson niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 19659-19665.
- Holt, R. D. y M. S. Gaines.** 1992. Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology*, 6: 433-447.
- Huber, O. y R. Riina.** 2003. *Glosario fitoecológico de las Américas: vol. 2, México, América Central e islas del Caribe; países hispanoparlantes*. Ediciones UNESCO-CoroLab Humboldt, Paris.
- Huerta, E., A. Mangiaterra y G. Nogurea.** 2005. *GPS: posicionamiento satelital*. UNR Editora, Rosario.
- Huntley, B., P. J. Bartlein e I. C. Prentice.** 1989. Climatic control of the distribution and abundance of beech (*Fagus L.*) in Europe and North America. *Journal of Biogeography*, 16: 551-560.
- Hutchinson, G. E.** 1957. Population studies — animal ecology and demography: concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415–427.
- Hutchinson, G. E.** 1978. What is a niche? 152-212 pp. En: Hutchinson, G. E. (Ed.) *An introduction to population ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Hyde, H. A. y D. A. Williams.** 1944. The right word. *Pollen Analysis Circular*, 8: 6.
- Islebe, G. A. y H. Hooghiemstra.** 1995. Recent pollen spectra of highland Guatemala. *Journal of Biogeography*, 22 (6): 1091-1099.

- Islebe, G. A., R. Villanueva-Gutiérrez y O. Sánchez-Sánchez.** 2001. Relación lluvia de polen-vegetación en selvas de Quintana Roo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 69: 31-38.
- Jackson, D. A.** 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heristical and statistical approaches. *Ecology*, 74: 2204-2214.
- Jackson, S. T. y J. W. Williams.** 2004. Modern analogs in Quaternary paleoecology: here today, gone yesterday, gone tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 32; 495-537.
- Jackson, S. T. y A. Wong.** 1994. Using forest patchiness to determine pollen source areas of closed-canopy assemblages. *Journal of Ecology*; 82: 89-99.
- Jackson, J. B. C., A. Budd y A. G. Coates.** 1996. *Evolution and environment of tropical America*. University of Chicago Press, Chicago.
- Jacobs, B. F.** 1982. Modern pollen spectra from surface soil samples, northern Nayarit, southern Sinaloa, Mexico. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 17 (1): 1-14.
- Janzen, D. H.** 1976. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 13-51.
- Jaramillo, C. A.** 2018. Evolution of the isthmus of Panama: biological, paleoceanographic, and paleoclimatological implications. 323-338 pp. En: Hoorn, C., A. Perrigo y A. Antonelli (Eds.) *Mountains, climate and biodiversity*. Wiley-Blackwell, London.
- Jaramillo, C. A. y A. Cárdenas.** 2013. Global warming and neotropical rainforests: a historical perspective. *The Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41: 741-766.
- Jaramillo, C. A., M. J. Rueda y G. Mora.** 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science*, 311 (5769): 1893-1896.
- Jolliffe, I. T.** 1986. *Principal component analysis*. Springer-Verlag, Berlin.

Juggins, S. 2017. *rioja: analysis of Quaternary science data, 0.9-21 ed.* The R Project for Statistical Computing. Disponible en: <<https://CRAN.R-project.org/package=BIEN>>.

Kadmon, R., O. Farber y A. Danin. 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications*, 13: 853–867.

Koenig, W. D. 1999. Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 22-26.

Körner, C. y E. M. Spehn. 2002. *Mountain biodiversity: a global assessment.* Chapman and Hall/ CRC press, London.

Krukowski, S. T. 1988. Sodium metatungstate: a new heavy-mineral separation medium for the extraction of conodonts from insoluble residues. *Journal of Paleontology*, 62: 314-316.

Kühl, N., C. Gebhardt, T. Litt y A. Hense. 2002. Probability density functions as botanical-climatological transfer functions for climate reconstruction. *Quaternary Research*, 58: 381-392.

Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74 (6): 1659-1673.

Legendre, P. y L. Legendre. 1998: *Numerical ecology.* Elsevier Scientific, Oxford.

Le Roux, J. J., D. Strasberg, M. Rouget, C. W. Morden, M. Koordom y D. R. Richardson. 2014. Relatedness defies biogeography: the tale of two island endemics (*Acacia heterophylla* and *A. koa*). *New Phytologist*, 204(1): 230-242.

Lewis, W. M. Jr. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. 43-64 pp. En: Schiemer, F. y K. T. Boland (Eds.) *Perspectives in tropical limnology.* SPB Academic Publishing, Amsterdam.

Löffler, H. 1972. Contribution to the limnology of high mountain lakes in Central America. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 57 (3): 397-408.

López-Ramos, E. 1973. Estudio geológico de la península de Yucatán. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 25 (1-3): 23-75.

- Lozano-García, M. S.** 1984. Interpretaciones sobre la lluvia de polen en la región de San Luis Potosí, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 46: 53-74.
- Lozano-García, M. S. y M. S. Xelhuantzi-López.** 1997. Some problems in the late Quaternary pollen records of central Mexico: basins of Mexico and Zacapu. *Quaternary International*, (43/44): 117-123.
- Maguire, B. Jr.** 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationships to the habitat. *The American Naturalist*, 107 (954): 213-246.
- Malpighi, M.** 1901. *Die anatomie der pflanzen*. Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 120, Leipzig.
- Markgraf, V., R. S. Webb, K. H. Anderson y L. Anderson.** 2002. Modern pollen/climate calibration for southern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 181: 375-397.
- Martínez, C., C. A. Jaramillo, A. Correa-Metrío, W. Crepet, J. E. Moreno, A. Aliaga, F. Moreno, M. Ibañez-Mejía y M. B. Bush.** Neogene precipitation, vegetation, and elevation history of the central andean plateau. *Science Advances*, 6 (35): eaaz4724.
- Martínez-Meyer, E.** 2005. Climate change and biodiversity: some consideration in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics*, 2: 42–55.
- Martínez-Meyer, E. y A. T. Peterson.** 2006. Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-recent transition. *Journal of Biogeography*, 33: 1779–1789.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson y W. Hargrove.** 2004. Ecological niche as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 305-314.
- Maitner, B. S.** 2017. *BIEN: tools for accessing the Botanical Information and Ecology Network database 1.1.0. (version 1.1.0)*. The R Project for Statistical Computing. Disponible en: <<https://CRAN.R-project.org/package=BIEN>>.

- Maitner**, B. S., B. Boyle, N. Casler, R. Condit, J. Donoghue II, S. M. Durán, D. Guaderrama, C.E. Hinchliff, P. M. Jørgensen, N. J. B. Kraft, B. McGill, C. Merow, N. Morueta-Holme, R. K. Peet, B. Sandell, M. Schildhauer, S. A. Smith, J-C. Svenning, B. Thiers, C. Violle, S. Wiser y B. J. Enquist. 2018. The bien r package: a tool to access the Botanical Information and Ecology Network (BIEN) database. *Methods in Ecology and Evolution*, 9 (2): 373–379.
- Manel**, S., H. C. Williams y S. J. Ormerod. 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology*, 38: 921– 931.
- Maurer**, B. A. y M. L. Taper. 2002. Connecting geographical distributions with populations processes. *Ecology Letters*, 5: 223-231.
- Mauseth**, J. D. 2016. *Botany: an introduction to plant biology*. University of California Press, Berkeley.
- MacArthur**, R. y R. Levins. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 51: 1207-1210.
- MacArthur**, R. y R. Levins. 1967. Limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-387.
- Miller**, R. S. 1967. Patterns and process of competition. *Advances in Ecology Research*, 4: 1-74.
- Minckley**, T. A., P. J. Bartlein, C. Whitlock, B. N. Shuman, J. W. Williams y O. K. Davis. 2008. Associations among modern pollen, vegetation, and climate in western North America. *Quaternary Science Reviews*, 27: 1962-1991.
- Miranda**, F. y A. J. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico. *Ecology*, 31: 313-333.
- Miranda**, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-179.

- Mittermeier**, R. A., P. Robles-Gil, M. Hoffman, J. Pilgrim, T. Brooks, C. G. Mittermeier, J. Lamoureux y G. A. B. da Fonseca. 2005. *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most threatened terrestrial ecoregions*. Conservation International, Chicago.
- Monsiño-Alemán**, P. y E. García. 1974. The climates of Mexico. 345-405 pp. En: Bryson, H. y F.K. Hare (Eds). *The climates of North America*. Elsevier Academic Press, London.
- Montúfar-López**, A. 1985. Lluvia de polen actual en bromelias, musgo y suelo superficial en los alrededores de Santa María Ocozocuatla, Chiapas. 85-100 pp. En: *Estudios palinológicos y paleoetnobotánicos*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México.
- Moraes**, M. A., T. Y. K. Kubota, B. C. Rossini, C. L. Marino, M. L. M. Freitas, M. L. T. Moraes, A. M. da Silva, J. Cambuim y A. M. Sebbenn. 2018. Long distance pollen and seed dispersal and inbreeding depression in *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) in the Brazilian savannah. *Ecology and Evolution*, 8 (16): 7800-7816.
- Morán-Zenteno**, D. J. 1994. *The geology of the Mexican Republic*. American Association of Petroleum Geologist (AAPG), Tulsa.
- Morin**, N. R. 1993. *Flora of North America: vol. 1, introduction; north of Mexico*. Oxford University Press, Oxford.
- Morrone**, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología*, 48: 149-162.
- Morrone**, J. J. 2015. Biogeographical regionalisation of the world: a reappraisal. *Australian Systematic Botany*, 28 (2-3): 81-90.
- Morrone**, J. J. 2020. *The mexican transition zone: a natural biogeographic laboratory to study biotic assembly*. Springer Nature Switzerland AG, Cham.
- Myers**, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.

NASA (National Aeronautics and Space Administration). 2005. *Global Digital Elevation Model (GDEM)*. NASA's visible Earth catalog of NASA images and animation of our home planet. Disponible en: <<https://visibleearth.nasa.gov/images/73934/topography>>.

Nixon, K. C. 2006. Global and neotropical distribution and diversity of oak (genus *Quercus*) and oak forest. 3-13 pp. En: Kappelle, M. (Ed.) *Ecology and conservation of neotropical montane oak forest*. Springer-Verlag, Berlin.

Odum, E. P. 1953. *Fundamentals of ecology*. W. B. Saunders, Philadelphia.

Oksanen, J., G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M-H.H. Stevens y H. Wagner. 2017, *Vegan: community ecology package, 2.4-3 ed*. The R Project for Statistical Computing. Disponible en: <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.

Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao y K. R. Kassem. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth; a new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51 (11): 933-938.

Ordoñez, E. 1941. Las provincias fisiográficas de México. *Revista Geográfica*, 1 (2): 133-181.

Osorio-Pascual, A. y D. L. Quiroz-García. 2009. Lluvia de polen de la ciudad de Oaxaca, México. *Polibotánica*, 28: 161-190.

Overpeck, J. T., T. I. Webb e I. C. Prentice. 1985. Quantitative interpretation of pollen spectra: dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Research*, 23: 87-108.

Pearson, R. G. 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 111–113.

Pebesma, E., R. Bivand, B. Rowlingson, V. Gómez-Rubio, R. Hijmans, M. Sumner, D. MacQueen, J. Lemin, J. O'Brien y J. O'Rourke. 2018. sp: *Classes and methods for spatial*

data, 1.3-1 ed. The R Project for Statistical Computing. Disponible en: <<https://CRAN.R-project.org/package=sp>>.

Peterson, A. T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38: 817-827.

Peterson, A. T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265-1267.

Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.

Punyasena, S. W. 2008. Estimating neotropical palaeotemperature and palaeoprecipitation using plant family climatic optima. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 265: 226-237.

R Core Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponible en: <<http://www.Rproject.org/>>.

Ramos, S. E. y F. P. Schlestl. 2019. Rapid plant evolution driven by the interaction of pollination and herbivory. *Science*, 364: 193-196.

Ramstein, G., M. Kageyama, J. Guiot, H. Wu, G. Krinner y S. Brewer. 2007. How cold was Europe at the last glacial maximum?: a synthesis of the progress achieved since the first paleoclimate modelling intercomparison project model-data comparison. *Climate of the Past*, 3: 331–339.

Raxworthy, C. J., E. Martínez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Scheneider, M. A. Ortega-Huerta y A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknowns reptile species in Madagascar. *Nature*, 426: 837-841.

Reddi, C. B., A. J. Bai, E. U. B. Reddi y K. V. R. Raju. 1980. Pollen productivity, release and dispersal in *Dodonaea viscosa*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences*, 2 (46): 184-190.

Renner, S. S. y J. P. Feil. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany*, 80: 1100-1107.

- Rholi**, R. V. y S. P. Vega. 2012. *Climatology*. University of California Press, Berkeley.
- Richards**, A. J. 1997. *Plant breeding systems: pollination biology and gene flow*. Chapman and Hall, London.
- Richardson**, D. M. 1998. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rödder**, D., S. Schmidlein, S. Schick y S. Lötters. 2011. Climate envelope models in systematics and evolutionary research: theory and practice. 243-264 pp. En: Hodkinson, T. R., M. B. Jones, S. Waldren y J. A. N. Parnell (Eds.) *Climate change, ecology, and systematics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodgers**, J. C. III y S. P. Horn. 1996. Modern pollen spectra from Costa Rica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 124: 53-71.
- Rzedowski**, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, Ciudad de México.
- Rzedowski**, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, (14): 3-21
- Sáenz de Rivas**, C. 1978. *Polen y esporas: introducción a la palinología y vocabulario palinológico*. H. Blume Ediciones, Madrid.
- Salgado-Labouriau**, M. L. 1979. Modern pollen deposition in the Venezuelan Andes. *Grana*, 18: 53-68.
- Schneider**, T., T. Bischoff y G. H. Haug. 2014. Migrations and dynamics of the intertropical convergence zone. *Nature*, 513: 45-53.
- Seppä**, H., H. Birks, A. Odland, A. Poska y S. Veski. 2004. A modern pollen-climate calibration set from northern Europe: developing and testing a tool for palaeoclimatological reconstructions. *Journal of Biogeography*, 31: 251-267.
- Silverman**, B. W. 1981. Using kernel density estimates to investigate multimodality. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B: Statistical Methodology*, 43 (1): 97-99.

- Silverman**, B. W. 1986. *Density estimation for statistics and data analysis*. Chapman and Hall/ CRC press, London.
- Sing**, H. y J. N. Owens. 1982. Sexual reproduction in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). *Canadian Journal of Botany*, 59 (12): 2650-2666.
- Sokal**, R. R. y N. L. Oden. 1978. Spatial autocorrelation in biology: 1; methodology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 10: 199-228.
- Stebbins**, L. G. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms: 1; pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 307-326.
- Stelleman**, P. 1984. Reflections on the transition from wind pollination to ambophily. *Acta Botanica Neerlandica*, 33: 497-508.
- Stiles**, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68 (2): 323-351.
- Stockmarr**, J. 1972. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spores*, XIII: 615-621.
- Taylor**, J. N., W. M. Ternes y M. S. Lattanzio. 2018. Natural selection favors local specialization in a widespread habitat generalist. *Evolution*, 72 (10): 2090-2099.
- Télez-Valdés**, O., P. Dávila-Aranda y R. Lira-Saade. 2006. The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the cloud forest in eastern Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15: 1095-1107.
- Thornthwaite**, C. W. y R. J. Mather. 1955. *The water balance*. Centerton, New Jersey.
- Tormo**, M.R., R. A. Muñoz, P. I. Silvia y L. F. Gallardo. 1996. Pollen production in anemophilous trees. *Grana*, 35: 38-46.
- Traverse**, A. 2008. *Paleopalynology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Udvardy**, M. D. F. 1975. *A classification of the biogeographical provinces of the world*. International Union of Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), Morges.

Ulloa-Ulloa, C., P. Acevedo-Rodríguez, S. Beck, M.J. Belgrano, R. Bernal, P. E. Berry, L. Brako, M. Celis, G. Davidse, R. C. Forzza, S. Robbert Gradstein, O. Hokche, B. León, S. León-Yáñez, R. E. Magill, D. A. Neill, M. Nee, P. H. Raven, H. Stimmel, M. T. Strong, J. L. Villaseñor, J. L. Zarucchi, F.O. Zuloaga y P.M. Jørgensen. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science*, 358 (6370): 1614-1617.

UNINMAR (Unidad de Informática Marina). 2013. *Mapa base del geoportal de la UNINMAR*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. Disponible en: <<http://uninmar.icmyl.unam.mx/geoportal>>.

Ureta, C., E. Martínez-Meyer, H. R. Perales y E. R. Álvarez-Buylla. 2011. Projecting the effects of climate change on the distribution of maize races and their wild relatives in Mexico. *Global Change Biology*, 18 (3): 1073-1082.

Urrego, D. H., M. R. Silman, A. Correa-Metrio y M. B. Bush. 2011. Pollen-vegetation relationships along steep climatic gradients in western Amazonia. *Journal of Vegetation Science*, 22: 795-806.

Varela, S., J. M. Lobo y J. Hortal. 2011. Using species distribution models in paleobiogeography: a matter of data, predictors and concepts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310: 451-463.

von Humboldt, A. y A. Bonpland. 1805. *Essai sur la géographie des plantes*. Levrault, Schoell et Compagnie, Paris.

Waltari, E. y R. P. Guralnick. 2009. Ecological niche modeling of montane mammals in the great basin, North America: examining past and present connectivity of species across basins and ranges. *Journal of Biogeography*, 36: 148-161.

Wand, M. y M. Jones. 1995. *Kernel Smoothing*. Chapman y Hall, London.

Wand, M., C. Moler y B. Ripley. 2019. *KernSmooth: functions for kernel smoothing supporting Wand and Jones (1995), 2.23-16 ed.* The R Project for Statistical Computing. Disponible en: <<https://CRAN.R-project.org/package=KernSmooth> >.

Waser, M. N., L. Chittka, V. M. Price, M. N. Williams y J. Ollerton. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77: 1043-1060.

Whittaker, R. H. 1975. *Communities and ecosystems*. MacMillan Publishing, New York.

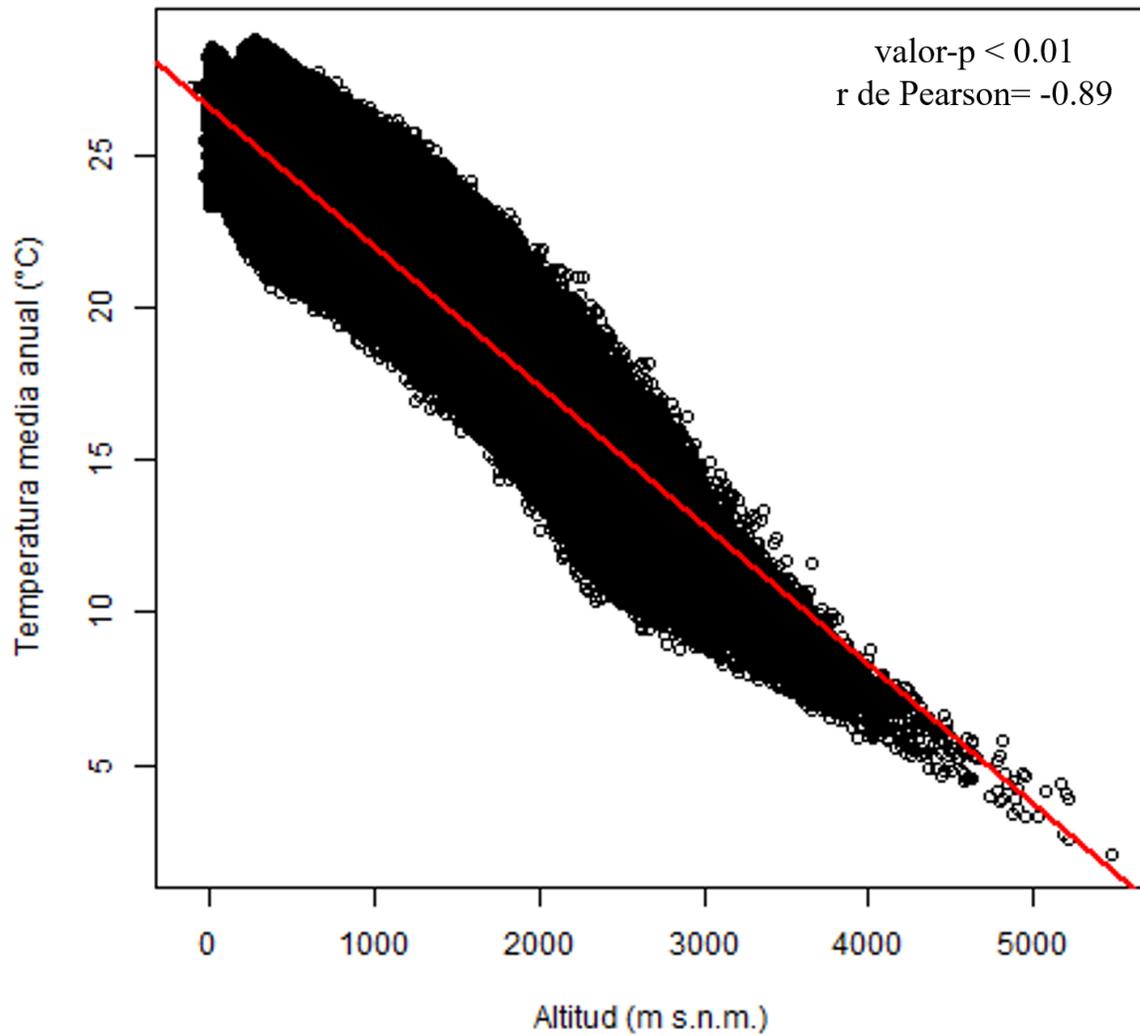
Williams, J. N., R. Rivera, H. Choe, M. W. Schwartz y J. H. Thorne. 2018. Climate risk on two vegetation axes tropical wet to dry and temperate arid to moist forests. *Journal of Biogeography*, 45: 2361–2374.

Winter, A., D. Zanchettin, T. Miller, Y. Kushnir, D. Black, G. Lohmann, A. Burnett, G. H. Haug, J. Estrella-Martínez, S. F. M. Breitenbach, L. Beaufort, A. Rubio y H. Cheng. 2015. Persistent drying in the tropics linked to natural forcing. *Nature Communications*, 6: 7627.

Woodward, F. I. 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.

12. Apéndice I

Correlación entre la altitud (m s.n.m.) y la temperatura media anual (°C) del área de estudio (Hijmans *et al.*, 2005; NASA, 2005).



13. Apéndice II

Ubicación geográfica (longitud, latitud y altitud) de los 224 sitios de muestreo.

Sitio	Longitud (°)	Latitud (°)	Altitud (m s.n.m.)
5-Lagos Chicos	-91.69	16.15	1,534
5-Lagos Grandes	-91.68	16.12	1,534
Alberca	-101.46	19.21	1,475
Alchichica	-97.4	19.41	2,330
Alfajayucan	-99.36	20.44	1,877
Aljojuca	-97.54	19.09	2,379
Almond Hill	-88.31	17.46	0
Amatitlán	-90.55	14.43	1,191
Antonio Alzate	-99.64	19.44	2,574
Apastepeque	-88.74	13.69	509
Atescatempa	-89.69	14.22	686
Atezca	-98.75	20.81	1,288
Atitlán	-91.16	14.73	1,602
Atlangatepec	-98.16	19.55	2,487
Atotonilco	-103.67	21.22	1,349
Azul	-90.64	18.65	18
Bacab	-88.36	17.56	15
Bacalar 1	-88.39	18.67	23
Bacalar 2	-88.38	18.7	4
Belice 1	-88.97	17.24	80
Belice 2	-88.49	17.31	23
Benito Juárez	-95.44	16.46	139
Bordo Mastranzo	-102.06	21.01	1,991

Sitio	Longitud (°)	Latitud (°)	Altitud (m s.n.m.)
Burro	-101.5	19.42	2,708
Caballo	-98.11	18.89	2,158
Calderas	-90.59	14.41	1,790
Camaleón	-103.28	20.04	1,867
Camp	-90.99	18.04	43
Candelaria	-91.05	18.18	37
Caobas	-89.1	19.44	126
Cayucón	-90.98	18.04	42
Celestún	-90.38	20.85	1
Cenote 14	-88.38	18.23	10
Cenote Timul	-89.36	20.59	15
Cenote Yokdzonot	-88.73	20.71	28
Cobá	-87.74	20.5	12
Cofrada Chica	-99.85	20.11	2,426
Lago Colón 1	-91.89	15.84	634
Lago Colón 2	-91.89	15.86	634
Lago Colón 3	-91.9	15.83	630
Lago Colón 4	-91.9	15.85	630
Lago Colón 5	-91.89	15.83	630
Colorada	-103.99	20.77	1,366
Constitución de 1917	-100.07	20.41	1,930
Corralero	-98.18	16.24	8.1
Chacán Lara	-89.1	18.48	132
Chacán Bata	-89.17	19.19	95
Chacanbacab	-89.09	18.48	109

Sitio	Longitud (°)	Latitud (°)	Altitud (m s.n.m.)
Chacchobén	-88.18	19.04	6
Chanmico	-89.35	13.78	477
Chantzip	-91.57	16.97	1,000
Chenchá	-89.88	20.69	10
Chichancanab	-88.77	19.88	3
Chihuol	-89.61	20.64	23
Chiligatoro	-88.18	14.38	1,925
Chuina	-90.71	18.96	17
Debodh	-99.11	20.49	1,786
Edo. México 1	-98.65	19.09	3,748
Edo. México 2	-98.65	19.1	3,748
El Centenario	-99.91	20.5	1,891
El Estudiante	-96.66	17.09	1,640
El Salto	-102.7	21.3	1,825
El Espino	-89.87	13.95	689
El Muchacho	-90.19	13.89	3
El Pino	-90.39	14.34	1,038
Emiliano Zapata	-88.47	19.2	23
Escondido	-91.68	16.11	1,515
Esmeralda	-91.73	16.12	1,473
Gemelas	-91.64	16.09	1,458
Gloria	-90.37	16.95	131
Golfete	-88.96	15.67	19
Guija	-89.55	14.25	452
Honey Camp 13	-88.44	18.05	0
Ipala	-89.64	14.56	1,495

Sitio	Longitud (°)	Latitud (°)	Altitud (m s.n.m.)
Ixlú	-89.69	16.97	129
Izabal	-89.11	15.46	1
Jamolún	-89.5	19.47	133
Jobal	-90.11	18.7	116
Jocotal	-88.25	13.34	26
Juanacatlán	-104.74	20.63	1,994
Juárez	-87.34	20.8	23
Jucutuma	-87.9	15.51	27
Juriquilla	-100.46	20.7	1,869
Juventino Rosas	-101.02	20.53	2,097
Kan	-88.4	19.5	5
Kichayil	-91.66	16.1	1,530
La Avispa	-95.53	15.99	15
La Huaracha	-99.69	19.96	2,644
La Soledad	-97.45	19.97	732
La Vega	-101.85	20.63	1,262
La Perdida	-90.58	18.03	49
Lacandón	-91.59	17.02	812
Lachuá	-90.67	15.92	170
Lago Amarillo	-91.6	16.96	859
Lago Verde	-95.35	18.61	116
Laguna Chica	-97.27	18.6	2,459
Laguna Grande	-97.27	18.61	2,514
Laguna Lourdes	-100.03	20.49	1,891
Laguna Perdida	-90.21	17.07	76
Laguna Salazar	-99.39	19.3	2,993

Sitio	Longitud (°)	Latitud (°)	Altitud (m s.n.m.)
Laguna Chan	-90.21	18.48	67
Las Pozas	-90.17	16.34	154
Loche	-88.14	21.42	7
Loma Bonita	-95.84	18.12	16
Los negritos	-87.94	13.28	102
Macanché	-89.63	16.97	166
Madre Vieja	-88.14	14.36	1,866
Magdalena	-91.4	15.54	2,863
Manialtepec	-97.19	15.94	18
Matías Romero	-96.93	17.28	1,745
Metapan	-89.47	14.31	450
Metepec	-98.31	20.24	2,148
Metzabok	-91.63	17.12	546
Meztlán	-98.87	20.68	1,255
Miguel Alemán 1	-96.42	18.24	78
Miguel Alemán 2	-96.5	18.28	78
Miguel Alemán 3	-96.5	18.24	78
Miguel Alemán 4	-96.94	18.23	78
Miguel Hidalgo	-88.37	18.79	31
Milagros	-88.43	18.51	0
Misteriosa	-90.48	18.05	70
Montebello	-91.71	16.11	1,539
Nahá	-91.7	16.98	829
Nahá Canal	-91.6	16.98	832
Nahá Solo	-91.59	16.98	835
Nohbec	-88.18	19.15	0

Sitio	Longitud (°)	Latitud (°)	Altitud (m s.n.m.)
Nopala	-99.66	20.25	2,360
Ocotralito	-91.6	16.94	920
Ojo de Agua Grande	-97.56	17.69	2,018
Olomega	-88.06	13.31	66
Oocom	-88.05	19.47	13
Oquevix	-89.74	16.66	157
Oxol	-89.24	20.68	18
Parangueo	-101.25	20.43	1,687
Parres	-99.17	19.15	2,948
Paso Cortés	-97.82	19.12	2,514
Pátzcuaro	-101.63	19.56	2,041
Penasquito	-91.75	16.13	1,454
Petén Itzá 5m 27	-89.85	17.01	111
Petén Itzá max 2	-89.86	17.01	111
Petén de Monos	-90.32	20.85	7
Petenbatún	-90.18	16.42	110
Piedra Azul	-96.52	17.04	1,720
Pojoj	-91.67	16.1	1,537
Preciosa	-97.39	19.37	2,340
Progreso	-88.42	18.22	14
Puentecillas	-101.28	20.87	1,810
Punta Laguna	-87.64	20.65	2
Quechulac	-97.35	19.37	2,333
Requena	-99.34	19.93	2,132
Río Cuba	-90.48	17.95	79
Río Guerrero	-90.73	19.21	4

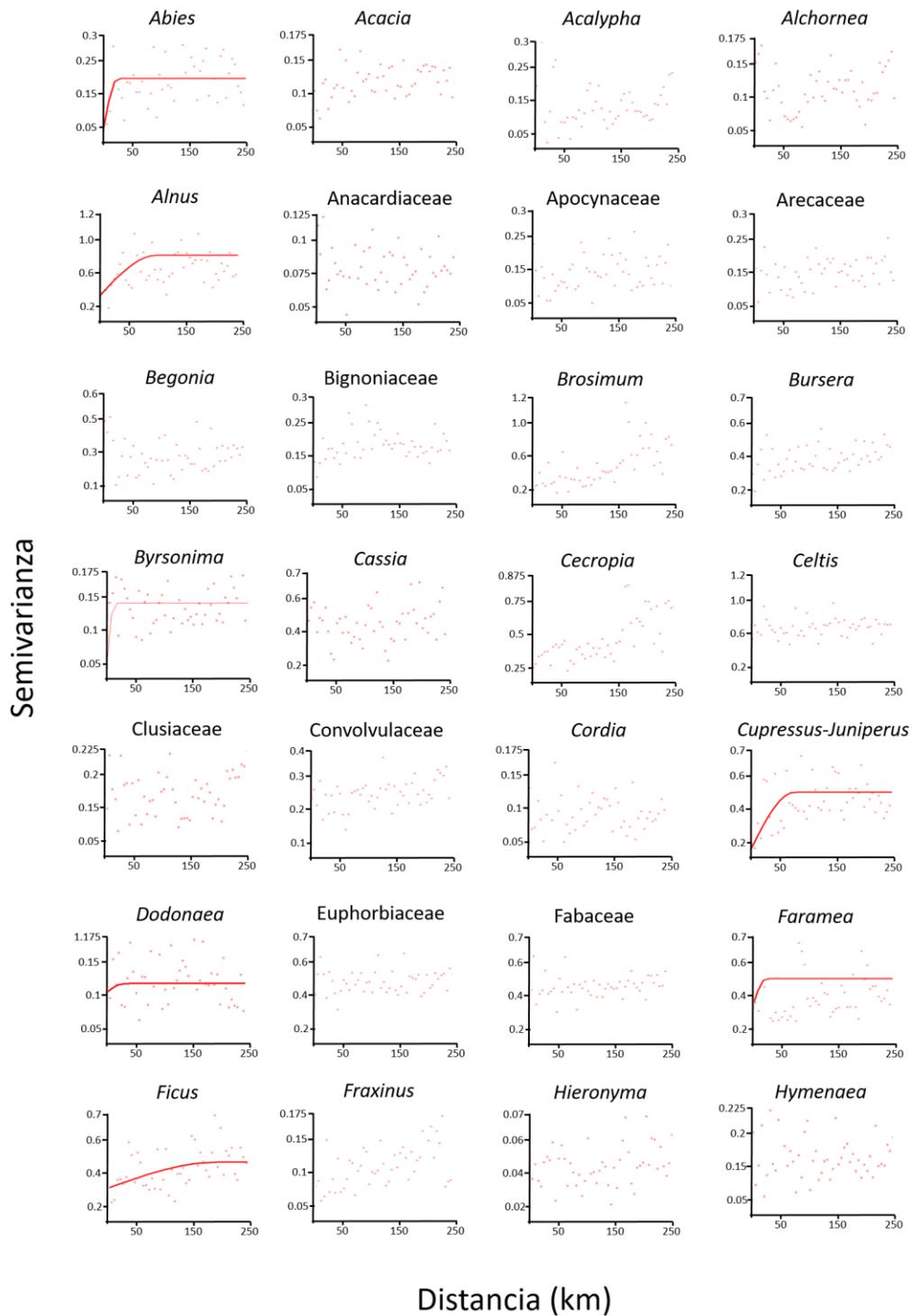
Sitio	Longitud (°)	Latitud (°)	Altitud (m s.n.m.)
Rosada	-89.3	21.34	1
Rosario	-90.16	16.53	115
Sabak Ha	-89.59	20.58	18
Sabanita	-88.57	18.4	30
Sacalaca	-88.6	20.07	28
Sacnab	-89.37	17.06	170
Sacpuy	-90.02	16.98	122
Salina Cruz	-95.23	16.17	1.5
Salpetén	-89.68	16.98	106
Salto Grande	-91.12	18.2	30
San Diego	-90.42	16.92	135
San Francisco Kana	-90.12	20.86	6
San francisco Mateos	-90.66	17.9	53
San Francisco Yocosuta	-97.82	17.74	1,511
San José Aguilar	-89.01	18.38	125
San Juanico	-99.79	19.93	2,630
San Lucas	-100.54	20.32	2,056
San Martín	-103.9	20.42	1,340
San Miguel	-97.54	19.12	2,368
San Pedro	-104.73	21.2	1,245
San José Monta	-89.01	18.37	118
San Miguel	-89	19.93	32
Santa Ana	-98.21	20.21	2,200
Santa Elena	-99.6	19.91	2,585
Santa Gertrudis	-103.36	20.05	1,719

Sitio	Longitud (°)	Latitud (°)	Altitud (m s.n.m.)
Santa María del Oro	-104.57	21.37	733
Sayula	-103.36	19.95	1,345
Senor	-88.08	19.88	3
Sijil Nohá	-88.06	19.47	0
Silvituc	-90.29	18.64	47
Solís	-100.56	20.49	1,898
Tacámbaro	-101.47	19.21	1,517
Taxhimay 1	-99.4	19.83	2,224
Taxhimay 2	-99.39	19.83	2,224
Tecocomulco 1	-98.42	19.88	2,547
Tecocomulco 2	-98.4	19.87	2,547
Tejocotal	-98.14	20.14	2,143
Tekom	-88.27	20.6	26
Tenango	-97.99	20.2	1,306
Tenexac Lago	-98	19.49	2,548
Tenexac Presa	-97.98	19.49	2,547
Teometitla	-97.99	19.45	2,550
Tepeltitic	-104.68	21.27	1,430
Teremendo	-101.45	19.81	2,058
Ticamaya	-87.89	15.55	17
Toluca Luna	-99.75	19.11	4,218
Toluca Sol	-99.76	19.11	4,206
Totolcingo	-97.6	19.3	2,347
Valsequillo 1	-98.11	18.91	2,065
Valsequillo 2	-98.12	18.91	2,065
Valle Hermoso	-88.52	19.18	18

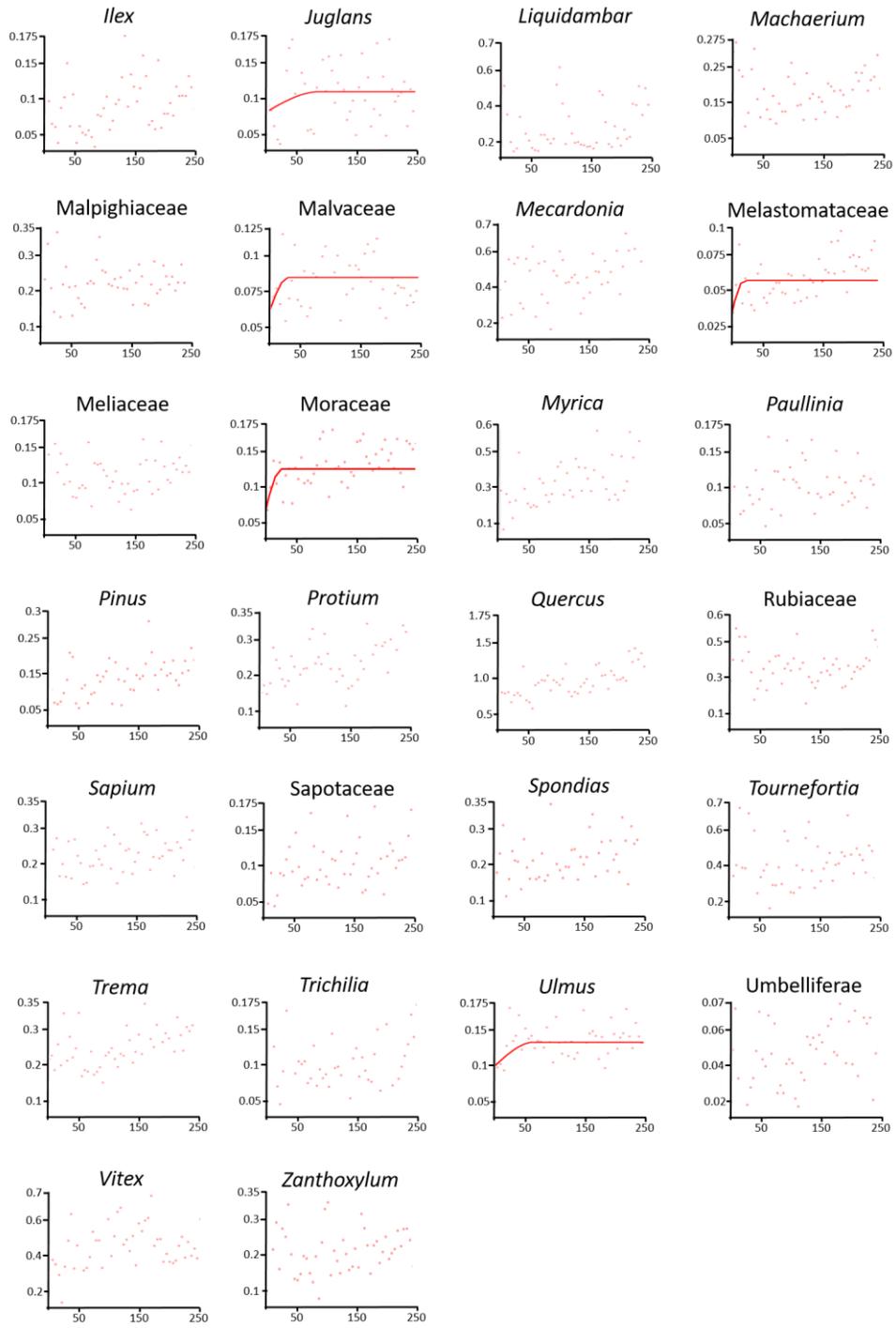
Sitio	Longitud (°)	Latitud (°)	Altitud (m s.n.m.)
Verde	-89.79	13.89	1,609
Vuelta Agua	-91.77	16.15	1,454
Xbacab	-90.72	18.94	18
Xlakal	-89.6	21.09	9
Yaaxex	-88.42	20.62	29
Yalahau 1	-89.22	20.68	11
Yalahau 2	-89.22	20.66	2
Yalaluch 1	-91.66	16.09	1,503
Yalaluch 2	-91.65	16.09	1,448
Yaxhá	-89.41	17.07	164
Yeguey	-97.72	16.12	24
Yuriria 1	-101.13	20.23	1,730
Yuriria 2	-101.13	20.24	1,730
Zempoala 1	-99.31	19.32	2,804
Zempoala 2	-99.32	19.06	2,832
Zempoala 3	-99.32	19.05	2,817
Zimapán	-99.49	20.66	1,556
Zirahuén	-101.73	19.45	2,082
Zuputlán	-98.39	20.15	2,135
Zempoala 4	-99.32	19.06	2,832
Zempoala 5	-99.32	19.05	2,817

14. Apéndice III

Variogramas de los 54 taxones palinológicos. Los variogramas presentados están ajustados al modelo esférico.



Semivarianza



Distancia (km)