



Análisis de la lluvia de polen moderna de la cuenca de México: una herramienta para la interpretación del registro fósil

Socorro Lozano-García^{1,*}, Alexander Correa-Metrio¹, Laura Luna¹

¹ Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510, México, D.F., México.

* mslozano@unam.mx

Resumen

La representación de los granos de polen y esporas en el registro fósil de las secuencias sedimentarias del Cuaternario tardío depende de varios factores, entre estos están la producción y dispersión del polen. Así, el estudio de las lluvias de polen modernas contribuye al entendimiento de dichos factores en la medida que favorece el conocimiento de la representación de la vegetación en los espectros de polen fósil. Muestras de lluvia de polen moderno de ocho tipos de vegetación en un gradiente altitudinal desde 2300 hasta 4329 msnm en la cuenca de México (CM) son analizadas empleando diferentes métodos estadísticos. El análisis de agrupamiento de los taxa polínicos separa las comunidades de altura > 3800 msnm de las zonas bajas. La ordenación mediante el análisis de correspondencia sin tendencia, distribuye las comunidades en un gradiente altitudinal de acuerdo con su composición y las funciones de densidad de probabilidad bayesianas (FDP) son utilizadas para describir la distribución de los taxa en el gradiente altitudinal. Dentro del gradiente estudiado, las zonas bajas se caracterizan por taxa polínicos con bajos porcentajes y sus FDPs presentan la misma distribución que los taxa parentales. Otros conjuntos de taxa con amplios rangos altitudinales como *Pinus*, Poaceae y Asteraceae, Las FDPs de otros conjuntos de taxa con amplios rangos altitudinales como *Pinus*, Poaceae y Asteraceae, reflejan un patrón similar en términos de su presencia en el gradiente altitudinal, mientras que para *Quercus*, *Alnus*, *Salvia* y *Salix*, que poseen rangos altitudinales estrechos, las FDPs indican el transporte del polen hacia zonas altas. En las secuencias palinológicas fósiles de la CM se ha documentado la presencia de taxa como *Mimosa* con FDP definidas por lo que pueden ser utilizadas como indicadoras de condiciones paleoambientales.

Palabras clave: Polen, funciones densidad de probabilidad, ordenación, agrupamiento, Cuaternario.

Abstract

*The representation of pollen and spores in the fossil record of late Quaternary sedimentary sequences depends on several factors, including the production and dispersion of pollen grains. Thus, the analysis of modern pollen rain contributes to the understanding of these factors and to the knowledge of how vegetation is represented in the fossil pollen spectra. Modern pollen rain from eight vegetation types along an altitudinal gradient from 2300 to 4329 masl in the basin of Mexico are analyzed by using different statistical methods. Pollen spectra from high elevation plant communities > 3800 masl were divided from low altitudes by applying cluster analysis. Based on pollen composition, this study uses DCA to distribute the plant communities in an altitudinal gradient, and probability density functions (PDF) are used to describe the distribution of pollen along the altitudinal gradient. Pollen taxa with low percentages characterize the low altitude sites, with PDFs similar to the parental taxa. *Pinus*, Poaceae and Asteraceae show wide altitudinal ranges and their PDFs reflect a pattern comparable to the parental taxa, while *Quercus*, *Alnus*, *Salvia* and *Salix* with narrow altitudinal ranges have PDFs that indicate pollen transport to higher altitude sites. The presence of *Mimosa*, which present a well defined PDF, can be used as an indicator of paleoenvironmental conditions in the fossil pollen sequences in the basin of Mexico.*

Keywords: Pollen, probability density functions, ordination, cluster analysis, Quaternary.

1. Introducción

El registro de polen fósil provee de información sobre el cambio climático en escalas de décadas, centurias, y milenios dado que la abundancia y distribución de las plantas responden a los cambios que ocurren en el clima (Birks y Birks, 1980; Delcourt y Delcourt, 1991). Así, los granos de polen y esporas que se han preservado en las secuencias sedimentarias lacustres del centro de México han sido utilizados para reconstruir la historia de la vegetación y el ambiente, siendo también un tema recurrente en esas investigaciones, la reconstrucción del cambio en el clima durante el Pleistoceno tardío y el Holoceno (Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998; Metcalfe *et al.*, 2000). Existen varios factores que determinan la representación de los palinomorfos en dichas secuencias, tales como la productividad de la planta, el tipo de dispersión de la especie y su abundancia en la comunidad (Birks, 2003; Birks y Gordon, 1985). Los conjuntos de plantas tienen una representación polínica diferencial en los distintos ambientes de depósito por lo que el estudio de las lluvias de polen modernas contribuye al entendimiento de la representación del polen en las secuencias sedimentarias ayudando a mejorar la interpretación y la reconstrucción a partir de estos registros (Birks y Birks, 1980; Bush, 1991; Birks, 2003). Entre los trabajos existentes sobre lluvias de polen modernas, están las investigaciones en la región del noroeste de México, siguiendo un transecto altitudinal, que abarca desde los matorrales desérticos, bosques tropicales caducifolios hasta bosques de coníferas (Ortega-Rosas *et al.*, 2008). Así mismo existen estudios para la región desértica de San Luis Potosí (Lozano-García, 1986), y estudios de corto plazo en el centro occidental (Correa-Metrio *et al.*, 2012). En las regiones tropicales del país, se han reportado estudios para la Selva Lacandona (Domínguez *et al.*, 2004) y para la Península de Yucatán (Correa-Metrio *et al.*, 2011). Sin embargo, estas investigaciones son escasas comparadas con la gran diversidad vegetal del país, y los resultados han sido especialmente problemáticos para el Centro del país dada la dificultad que representa la dominancia de *Pinus* y *Quercus* en la vegetación parental (Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997).

La vegetación característica de las zonas altas del centro de México son los bosques de pino y encino (Rzedowski, 2006), desde el punto de vista palinológico estos taxa producen grandes cantidades de polen ya que presentan síndrome de dispersión anemófila (Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997). Consecuentemente, hay una clara dominancia del polen de pino y encino en los espectros polínicos del Pleistoceno tardío y Holoceno del centro de México y esto ha complicado las interpretaciones paleoambientales. Sin embargo, estudios recientes de lluvia de polen moderna y fósil indican que a pesar de esta sobrerrepresentación de estos taxa, es posible diferenciar las comunidades a través de las propiedades multivariadas de los espectros polínicos que producen, utilizando los análisis

estadísticos adecuados (Correa-Metrio *et al.*, 2012). Así, la pregunta que surge: ¿es posible identificar las comunidades vegetales existentes en la cuenca de México (CM) a través de la lluvia de polen, en particular determinando algunos taxa indicadores de la vegetación?. En este trabajo se integran y analizan, a través de análisis estadísticos, datos de lluvia de polen moderna existentes para la CM, detectando especies indicadoras y/o conjuntos característicos y se comparan con evidencias de lluvias de polen fósil.

2. Área de estudio

La cuenca de México (9600 km²) es una cuenca de altura hidrológicamente cerrada que se localiza en la porción centro-este de la Faja Volcánica TransMexicana (FVTM). Durante la actividad volcánica de la FVTM que inicia desde el Oligoceno y continuó hasta el Cuaternario, se formaron grandes elevaciones y cuencas de altura. La planicie lacustre con un área de 120 km² se encuentra a una altitud de 2240 msnm rodeada de sierras volcánicas. Entre las sierras más altas están hacia la porción E., el Popocatepetl e Iztaccíhuatl con una altitud de 5465 y 5230 msnm respectivamente (Figura 1). Se estima que la cuenca se cerró hace ~ 780000 años por la actividad volcánica en el extremo sur de la cuenca (Mooser, *et al.*, 1974; Urrutia-Fucugauchi y Martín del Pozzo, 1993). Se acumuló de manera más o menos continua un espesor de sedimentos lacustres que alcanza en algunas partes de la planicie hasta 300 m. Un sistema lacustre formado por los lagos de Xaltocan, Texcoco, Xochimilco y Chalco ocupaba antes del impacto humano precolombino, cubrió una amplia parte de la cuenca.

El clima de la cuenca de México es considerado como tropical de altura determinado por los cambios altitudinales. La mayor parte de la precipitación ocurre en el verano (junio a septiembre) y la precipitación media anual es de 700 mm/año aunque aumenta con la altitud. Mientras las zonas central y septentrional reciben de 500 a 600 mm/año, hacia el sur se alcanzan precipitaciones de 800 mm/año. La temperatura media anual en la planicie y piedemonte es de 15 a 16°C y en las zonas montañosas de 12 a 14°C. Los vientos dominantes provienen durante la mayor parte del año del noreste (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2001). Las evidencias sobre la historia glacial de los volcanes Iztaccíhuatl y Ajusco muestran la existencia de avances glaciales durante el Cuaternario en la cuenca (Vázquez-Selem y Heine, 2004). La secuencia más completa la presenta el Iztaccíhuatl, con el avance más antiguo fechado entre 205000 a 175000 años antes del presente (aP), el siguiente avance, contemporáneo al denominado Último Glacial Máximo, ocurre entre 21000 a 17500 años aP con un descenso térmico de 6 a 8°C. Posterior a este evento hay otros avances glaciales menores entre 12000 a 10000 años aP, alrededor de 8300 años aP y durante el pequeña edad de hielo (Vázquez-Selem y Heine, 2011). Estos estudios han demostrado la existencia de variabilidad climática con

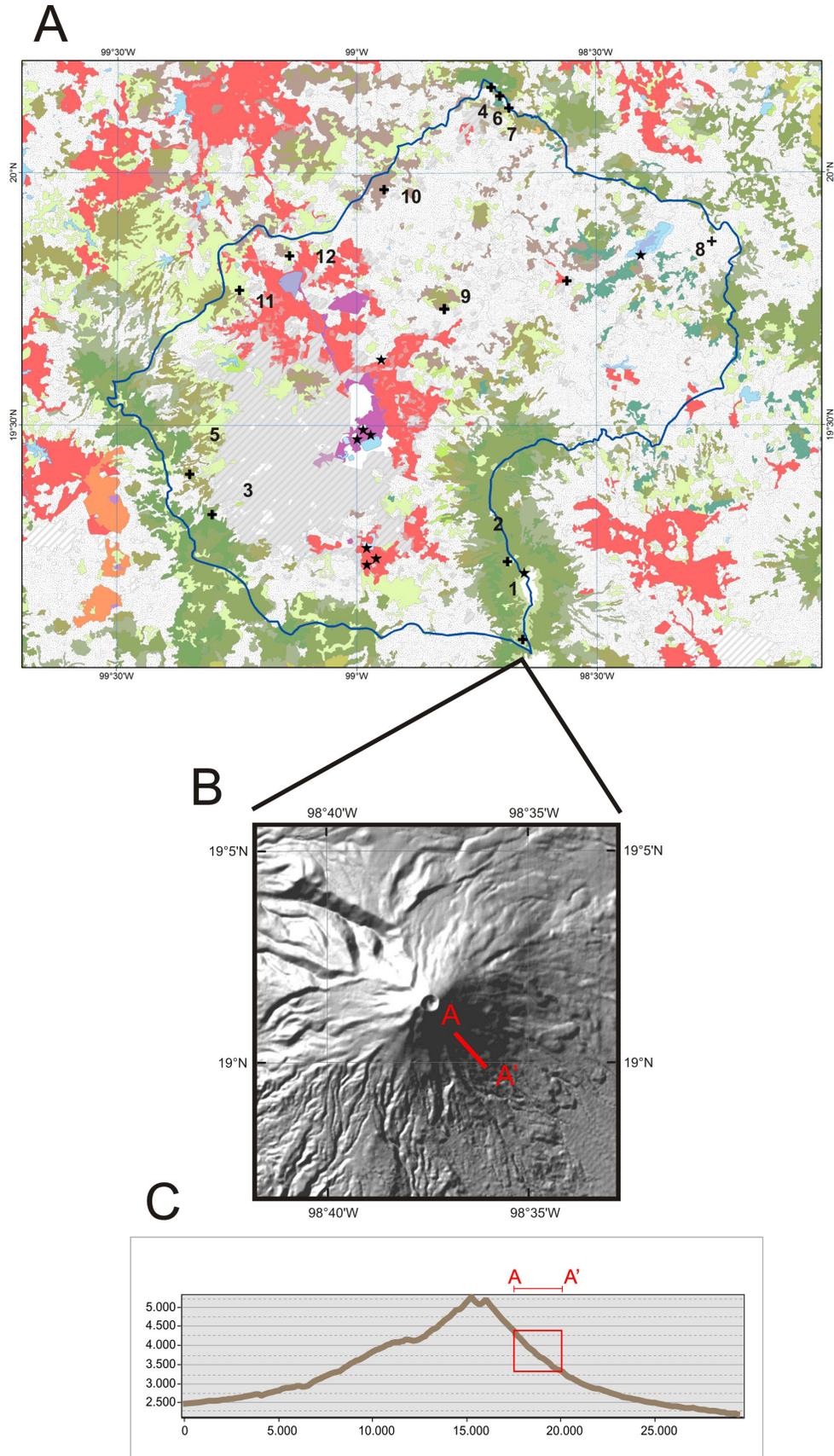


Figura 1. A. Mapa de la cuenca de México señalando los sitios (1 al 12) analizados de Palacios-Chavez (1977). B y C. Volcán Popocatepelt indicando el transecto altitudinal (A-A') donde se colectaron las muestras (localidades 12 a 24, Tabla 1).

cambios en la temperatura y en la humedad en la cuenca de México en épocas pasadas. Esta variabilidad tuvo efectos en la vegetación de la cuenca modificando la composición y la distribución de las plantas promoviendo la migración vertical de las especies en respuesta a los cambios (Caballero et al., 2010).

La vegetación de la cuenca de México en términos de composición ha sido estudiada ampliamente (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2001). La variedad orográfica que hay en la cuenca favorece el desarrollo de múltiples hábitats lo que conlleva a que se establezcan varias comunidades vegetales, las cuales son un reflejo de la gran diversidad ecológica del área (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 2001). Los bosques de pino y encino son las comunidades características de las zonas montañosas de México, se desarrollan en la cuenca desde los 2350 msnm hasta 4000 msnm y están constituidos por varias especies (Rzedowski, 2006). Entre las especies características de los bosques de pino, están: *Pinus leiophylla* (2300-2800 msnm), *Pinus montezumae* (2300-3000 msnm), *Pinus hartwegii* (2600-4200 msnm). El bosque de encino compuesto por varias especies como *Quercus deserticola*, *Q. laeta* (>2500 msnm), *Quercus rugosa*, *Q. mexicana*, *Q. carssipes* (2500-2800 msnm) se establece en zonas similares al bosque de pino en altitudes de 2350 a 3100 msnm. Otra comunidad es el bosque de *Abies religiosa* en las elevaciones de la porción meridional de la cuenca entre 2600 y 3500 msnm. Los bosques mesófilos con *Clethra mexicana*, *Cornus disciflora*, *Garrya lauriflora*, *Ilex toluhana*, *Meliosma dentata*, *Prunus sprionophylla*, *Quercus laurina* ocupan una área reducida generalmente en cañadas y se establecen entre 2500 y 2800 msnm. El bosque de *Juniperus deppeana* que se establece en las zonas norte, noreste y este de la cuenca entre 2500 a 2850 m; los pastizales presentes en un amplio rango altitudinal, con *Hilaria cenchroides* a partir de los 2250 a 2700 msnm hasta los pastizales de altura o zacatonales alpinos desde 3000 hasta 4300 msnm con *Calamagrostis toluensis*, *Festuca amplissima*, *F. lívida*, *F. toluensis*, *Muhlenbergia macroura* como especies características. Los matorrales xerófilos que se establecen en las zonas más secas de la cuenca localizadas en la porción caracterizados por *Agave lechiguilla*, *Eysenhardtia polystachya*, *Hechtia podantha*, *Mimosa biuncifera*, *Opuntia streptacantha*, *Senecio praecox* y *Zaluzania augusta*. En la planicie lacustre se desarrollan las comunidades acuáticas y subacuáticas las cuales en la actualidad están casi extintas.

3. Metodología

Se colectaron 12 muestras superficiales (musgo-suelo) siguiendo un transecto altitudinal en el Popocatepetl con orientación NO-SE (Figura 1) e incluyendo tres tipos de vegetación (sitios 13 a 24, Tabla 1). Los lugares de muestreo se seleccionaron siguiendo el método de levantamiento (*relevé*). Para constituir cada muestra se tomaron en cada

Tabla 1. Localidades de lluvia de polen moderna en la cuenca de México indicando el tipo de comunidad y la altitud. Los sitios muestreados por Palacios-Chavez (1977) se indican con la P mientras que los sitios reportados en este trabajo están señalados por la letra T.

Sitio	Localidad (Clave)	Altitud (msnm)
1	Pastizal 2 (P-P2)	2300
2	Bosque de <i>Quercus</i> 2 (P-BQ2)	2400
3	Matorral de <i>Opuntia</i> y <i>Zaluzania</i> 1(P-MOZM2)	2400
4	Bosque de <i>Juniperus</i> 2 (P-BJ2)	2500
5	Pastizal 1 (P-P1)	2700
6	Bosque de <i>Juniperus</i> 1 (P-BJ1)	2800
7	Bosque de <i>Abies religiosa</i> 2 (P-BAR2)	2800
8	Bosque de <i>Quercus</i> 1 (P-BQ1)	2800
9	Matorral de <i>Opuntia</i> y <i>Zaluzania</i> 1 (P-MOZM1)	2800
10	Bosque de <i>Pinus hartwegii</i> 2 (P-BPH2)	3100
11	Bosque de <i>Abies religiosa</i> 1 (P-BAR1)	3300
12	Bosque de <i>Abies religiosa</i> (T-BAR)	3335
13	Bosque de <i>Pinus hartwegii</i> (T-BPH1)	3800
14	Límite del bosque (T-LB)	3860
15	Zacatonal alpino 1 (T-ZA1)	3900
16	Zacatonal alpino 2 (T-ZA2)	3940
17	Zacatonal alpino 2 (T-ZA3)	3980
18	Zacatonal alpino 4 (T-ZA4)	4000
19	Bosque de <i>Pinus hartwegii</i> (TBPH2)	4000
20	Zacatonal alpino 5 (TZA5)	4025
21	Zacatonal alpino 6 (TZA6)	4100
22	Zacatonal alpino 7 (TZA7)	4130
23	Zacatonal alpino 8 (TZA8)	4190
24	Zacatonal alpino 9 (TZA9)	4320

levantamiento submuestras de cada vértice y centro de los levantamientos. Las muestras de superficie se secaron a 50°C durante 24h, se pesaron y se procedió a realizar la extracción de polen de acuerdo a métodos estándares (Faegri y Iversen, 1989). Los silicatos se eliminaron con HF durante 24 a 48 h, posteriormente fueron lavadas y se agregó KOH al 10 % durante 10 minutos para a continuación acetolizar durante 8 minutos a 70 °C. Las muestras fueron lavadas y neutralizadas y se llevó a cabo una separación por densidad con BrZn y el residuo fue montado en bálsamo de Canadá para el conteo posterior del polen al microscopio. Un mínimo de 250 granos de polen fueron contados en cada muestra. Los datos de lluvia de polen de las muestras de superficie se conjuntaron los datos de polen de la lluvia moderna de la CM publicados previamente por Palacios-Chavez (1977) en el que se incluyen 12 comunidades (sitios 1 a 12, Tabla 1). Con un total de 81 taxa se calcularon los porcentajes con el software Tilia (Grimm, 1992) el análisis de agrupamiento se realizó utilizando el programa Coniss que es un método de agrupamiento estratigráficamente delimitado (Grimm, 1987, 1992). El diagrama de polen

se elaboró con *Tiligraph* incluyendo los taxa que tienen >1% y se presenta el dendrograma resultado del análisis de agrupamiento (Figura 2).

Utilizando el análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) se analizaron los datos de lluvia de polen moderna incluyendo todos los taxa encontrados. Este método de ordenación indirecta se aplicó a la matriz de conteos de polen y se utilizó para explorar los factores ambientales que afectan el registro de la lluvia de polen moderna mediante la interpretación *a posteriori* de la ordenación resultante de especies (ver detalle en Correa-Metrio *et al.* en este volumen). Adicionalmente, se ajustaron funciones de densidad de probabilidad bayesianas (FDP) para describir la distribución probabilística de los taxa a través del gradiente altitudinal bajo estudio. Para tal efecto se multiplicó la densidad de probabilidad generada a partir de los datos de lluvia de polen por la densidad de probabilidad producida por los reportes de los taxa parentales en la literatura (Carlin y Louis, 2009). Así, mientras la FDP de la distribución del polen estuvo basada en los datos aquí reportados, la FDP de los taxa parentales se basó en una distribución plana (no informativa) acotada por los rangos de distribución reportados en la literatura (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1979, 1985). La ventaja de esta aproximación, es que la utilización de la FDP de distribución real de los taxa parentales permite modular los errores en la distribución del polen inducidos por factores de dispersión tales como el viento, así como el sesgo introducido por el sistema de muestreo. El ajuste de las FDPs permite estimar cuales con las condiciones ambientales más probables cuando los taxa que ellas representan son encontrados en los espectros de polen fósiles. Todos los análisis estadísticos se desarrollaron en R (R Development Core Team, 2009).

4. Resultados

4.1. Diagrama de polen

Los datos palinológicos se presentan en un diagrama siguiendo el gradiente altitudinal desde 2300 hasta 4320 msnm (Figura 2). El diagrama solamente incluye 58 taxa que corresponden a los elementos que alcanzaron porcentajes > 1%. El dendrograma agrupa las muestras de elevaciones bajas (2300 a ~2800 msnm), caracterizadas por taxa pertenecientes a los matorrales y pastizales que presentan bajos porcentajes (generalmente menores a 2 %). Entre estos, destacan *Opuntia*, *Mimosa*, *Acacia*, *Yucca*, *Menodora*, *Dalea*, Asteraceae y Poaceae. *Juniperus* es abundante entre 2500 a 2900 msnm. Otro conjunto lo constituyen las elevaciones medias de 2800 a 3100 msnm donde la mayor parte reduce sus porcentajes a excepción de Asteraceae y *Quercus*. Las elevaciones medias de 3100 a 3900 msnm constituyen otro conjunto donde el polen de *Pinus*, *Abies*, *Alnus*, *Quercus* alcanzan valores máximos y con porcentajes menores se encuentran: *Celtis*, *Fraxinus*,

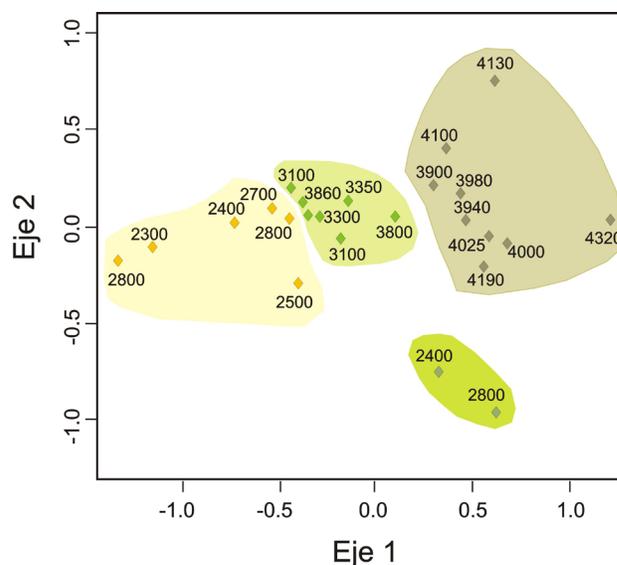


Figura 2. Diagrama polínico incluyendo las 24 localidades de la Tabla 1. Se grafican en porcentajes siguiendo un gradiente altitudinal desde 2300 a 4320 msnm. El resultado del análisis de agrupamiento se presenta a la derecha del diagrama donde separa tres grupos.

Cupressus, *Juniperus*, *Potentilla*, *Prunus*, Asteraceae y Amaranthaceae. Entre 4000 y 4320 msnm el espectro polínico se caracteriza por la presencia de *Alchemilla*, *Conyza schieeana*, *Penstemon gentianoides*, *Draba jorullensis*, *Alnus*, Brassicaceae, Caryophyllaceae y Poaceae aunque también se registran con menores porcentajes *Pinus*, *Quercus*, *Abies*, *Alnus*, *Solanum* y *Cupressus* y Amaranthaceae.

4.2. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA)

La ordenación realizada a través del DCA muestra los patrones ambientales en los datos así como las asociaciones entre las especies y las comunidades analizadas (Tabla 2). En la ordenación, los pastizales de altura o zacatonales y los bosques de encino presentan valores positivos en el eje 1 mientras que los matorrales xerófilos y pastizales tiene valores negativos en el eje 1 y los taxa de los matorrales xerófilos hacia los valores negativos sugiriendo un gradiente altitudinal. Un conjunto de taxa que incluyen los de zacatonales alpinos y bosques de altura (B. de *Pinus*, B. de *Abies* se ubican con valores positivos en el Eje 2, mientras que elementos de los matorrales y bosques de encino y mesófilo tienen valores negativos esto indica que el Eje 2 puede estar representando un gradiente de temperatura.

4.3. Funciones de densidad de probabilidad

Como se describió en el apartado metodológico, las FDP de 24 taxa fueron ajustadas tomando a la distribución altitudinal actual (Rzedowski, 2006) de cada taxa como *prior* (Figura 4 línea roja), y multiplicándolas por FDPs ajustadas

Tabla 2. Valores propios del Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA) de los datos de polen moderno de un transecto altitudinal del Centro de México. La ordenación se basó en 26 segmentos con cuatro iteraciones.

DCA	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Valores propios (<i>eigenvalues</i>)	0.3482	0.1598	0.1218	0.1563
Longitud del eje	2.551	1.734	1.3311	1.4326

usando los datos de la lluvia de polen moderna (Figura 4 línea azul). El resultado, conocido en el análisis Bayesiano como FDP *posterior* se representa mediante una línea negra. En la Figura 4 los taxa de bajas elevaciones como *Mimosa* y *Acacia* revelan consistencia entre la distribución unimodal de densidades de probabilidad del prior y del posterior. *Fraxinus*, *Potentilla* y *Abies* muestran un comportamiento similar donde el *prior* modula la densidad de la probabilidad. Algunos taxa con distribuciones altitudinales amplias como Poaceae, Asteraceae, Amaranthaceae, *Pinus*, Caryophyllaceae, *Plantago*, *Eryngium*, *Alchemilla*, *Lupinus*, *Prunus*, *Draba*, Brassicaceae y *Conyza* obtuvieron FDPs *posterior* similares a su FPD extraída de la literatura.

5. Discusión

5.1. La lluvia de polen moderna

Para la vegetación de la cuenca de México, los intervalos altitudinales de la vegetación van desde 2250 hasta ~ 4000 msnm donde se establece el límite superior de los zacatonales alpinos en las montañas adyacentes a la cuenca (Popocatepetl e Iztaccíhuatl). Esta topografía impone límites a la distribución de los taxa que constituyen las comunidades que se desarrollan en la cuenca, lo que se ve reflejado en la composición de la lluvia de polen moderna lo cual se observa en patrones altitudinales definidos del diagrama palinológico (Figura 2). En las zonas bajas de la cuenca (2250 a ~ 2700 msnm) los espectros polínicos se caracterizan por la presencia, en bajos porcentajes de *Acacia*, *Acalypha*, *Bursera*, *Menodora*, *Mimosa*, *Opuntia*, *Physalis* y *Yucca*, algunos taxa tienen presencia esporádica en otras elevaciones como *Menodora*. El transporte de estos taxa polínicos hacia las zonas altas no ocurre, como se observa en el diagrama de lluvia de polen (Figura 2). Con porcentajes mayores se registran en elevaciones menores a 2700 msnm polen de Asteraceae (25-40 %) y Poaceae (5-35 %) ambos están constituidos por diferentes especies lo que explica su presencia en rangos altitudinales mayores. El resultado de la ordenación de los datos de la lluvia de polen moderna separa claramente las comunidades de las zonas bajas como son los matorrales xerofíticos, pastizales y bosques de juníferos de otras comunidades de mayor altitud al igual que hay una separación de los taxa de estas comunidades a través del DCA (Figura 3).

Alchemilla, *Draba jorullensis*, *Conyza shiedeana*, *Cerastium*, *Lupinus*, Caryophyllaceae y Brassicaceae se encuentran en elevaciones mayores > 3800 msnm (Figura 2). Sin embargo, *Alchemilla*, *Draba jorullensis*, Caryophyllaceae y Brassicaceae son más abundantes en elevaciones mayores a 4000 msnm. Algunos taxa polínicos se encuentran a lo largo de todo el gradiente altitudinal, este el caso de *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, Asteraceae y Poaceae. Esta situación está relacionada con la dificultad en identificar a niveles específico los granos de polen de estos grupos pues lo componen varios géneros y/o especies, distribuidos ampliamente a lo largo de gradientes ambientales. *Abies* está presente en todo el gradiente mostrando mayores abundancias en el rango altitudinal donde este género se desarrolla (2700-3100 msnm). Hay otros taxa como *Pinus*, *Quercus* y *Alnus* presentes a lo largo de todo el rango altitudinal con abundancias variables. Los pinos forman parte de varias comunidades que se establecen desde 2350 hasta 4000 m esto se ve reflejado en el polen de *Pinus* pues tiene abundancias importantes, aunque variables, a través de todo el gradiente, aunque es más abundante entre 3000 y 3900 msnm. El bosque de *Pinus hartwegii* se desarrollan hasta 3800 a ~ 4000 msnm, sugiriendo que por encima de este límite, el polen de pino es transportado. Por encima de 4000 msnm, la abundancia del polen de pino en el diagrama oscila entre 60 y 10 %, sugiriendo que esta es la magnitud que puede alcanzar el efecto del polen alogénico en altas elevaciones de la cuenca de México. El resultado de la ordenación muestra el agrupamiento de las comunidades de bosques con las especies que los conforman en un extremo del diagrama (Figura 3).

Al analizar los datos de lluvia de polen moderna en términos de las FDPs a lo largo del gradiente altitudinal (Figura 4), es evidente que las FDP de *Mimosa* y *Acacia* son consistentes con la distribución de los taxa parentales por lo que pueden ser consideradas como indicadores de condiciones ambientales locales bien definidas, haciendo evidente que no hay transporte hacia las zonas altas. Así, este estudio ofrece evidencias importantes respecto a la confiabilidad de usar *Acacia*, *Fraxinus* y *Mimosa* como especies indicadoras en las interpretaciones del registro palinológico fósil. Dada su ubicuidad y su relación directa con la distribución de los taxa parentales, el uso de estas especies permite estimar las condiciones paleoambientales de una manera relativamente precisa. En el caso de *Alchemilla*, *Conyza*, *Draba*, *Lupinus*, Caryophyllaceae y Brassicaceae, es claro que las FDP no representan la distribución de los taxa parentales, dado que mientras estos se reportan como de amplia distribución altitudinal (Rzedowski, 2006), las FDPs asociada con el polen muestran picos de alta probabilidad muy restringidos. Esto es un resultado probable de un sesgo en el muestreo de la lluvia de polen, en el cual se incluyeron varias localidades de los Zacatonales de altura. Otro aspecto a considerarse es que los taxa palinológicos corresponden a géneros parentales que incluyen varias especies las cuales presentan distintos rangos altitudinales. En el caso de *Pinus*,

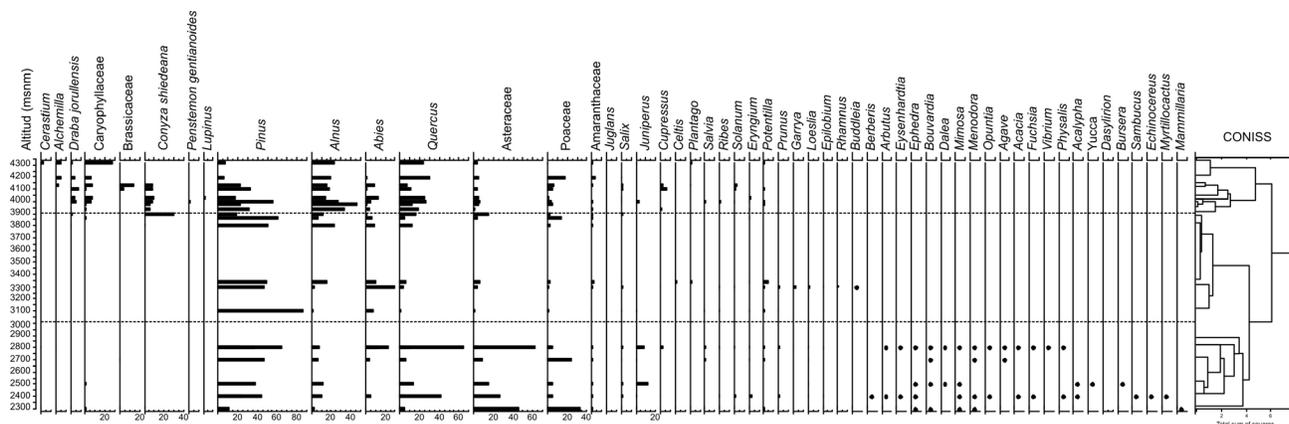


Figura 3. Resultado del análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) de las 24 localidades de la lluvia de polen moderna.

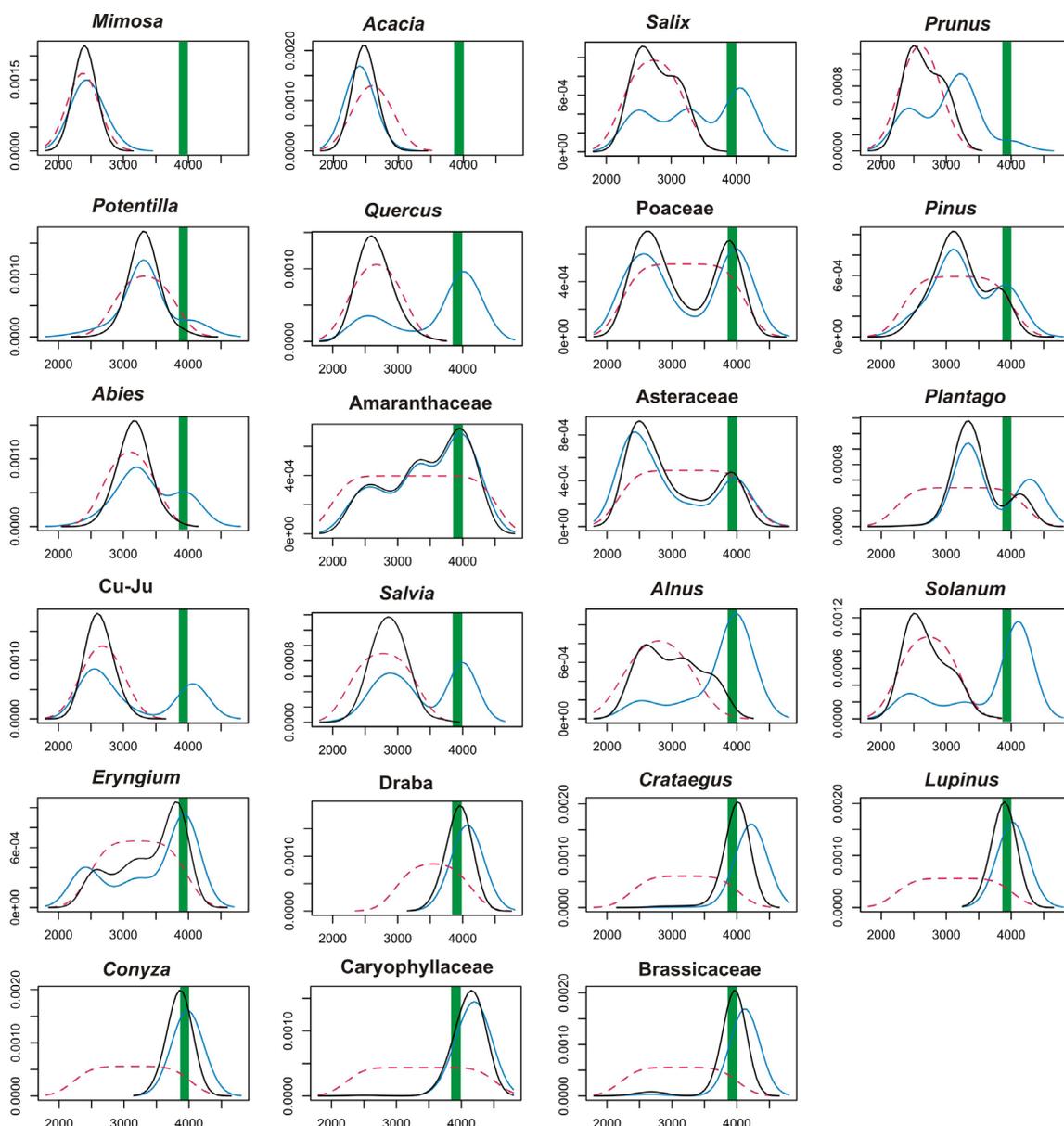


Figura 4. Funciones de probabilidad bayesiana (FDPs) de 24 taxa. La línea roja indica la distribución moderna, línea azul corresponde a los datos de la lluvia de polen y la línea negra al resultado del análisis bayesiano.

Asteraceae, Amaranthaceae, los cuales presentan rangos amplios, las FDPs reflejaron la presencia de estos taxa a lo largo del gradiente. Otros taxa con rangos más estrechos como *Quercus*, *Alnus*, *Salvia* y *Salix* muestran como el *prior* modula las FDP *posterior* disminuyendo el efecto de transporte que presenta en polen de estos taxa. *Alnus* presenta porcentajes ente 1 y 10 % en la zona altitudinal donde está presente el taxa parental pero alcanza hasta 40 % cerca de la línea arbolada y el pico de probabilidad de *Alnus* lo tiene a los ca. 3800 a 4300 msnm donde no está presente la planta, lo que indica el transporte de este taxa por encima del límite de la línea arbolada. *Quercus*, *Solanum*, *Salvia*, *Salix* y en menor medida el tipo Cu-Ju presentan un patrón similar, aunque su representación polínica no está sobre-representado en las zonas altitudinales donde las plantas crecen. Sin embargo, es evidente la existencia de un efecto del transporte de elementos alogénicos hacia las zonas altas donde a pesar de no estar presentes las plantas, los porcentajes son altos. Este proceso de transporte del polen de ciertos taxa hacia las zonas altas debe tomarse en consideración para las interpretaciones en los registros fósiles.

5.2. El registro palinológico fósil

La historia de la vegetación a través del análisis polínico inicia en la cuenca de México con los estudios palinológicos pioneros de Sears (1952), los cuales estaban enfocados a la investigación arqueológica. Analizó diez secuencias de sedimentos lacustres de 1 a 7 m principalmente en la zona oriental de la cuenca abarcando Chalco, Texcoco, Chimalhuacán, Chapingo y Tlalteloco. También analizó dos núcleos largos (ca. 70 m) de sedimentos lacustres provenientes de la zona centro de la ciudad (Bellas Artes y Madero) reconstruyendo los cambios en las comunidades en respuesta al cambio climático del Cuaternario tardío (Sears y Clisby, 1955). Posteriormente, González-Quintero y Fuentes-Mata (1980) analizan el contenido palinológico de un núcleo de 7 m del lago de Texcoco, inicialmente descrito como una secuencia holocénica, se documentó con base en dos fechas de radiocarbono que abarca el Pleistoceno tardío-Holoceno. Un problema fundamental en los primeros registros polínicos de la cuenca ha sido la cronología pues los cambios detectados en los espectros polínicos no pueden ser asignados a eventos de variabilidad climática. Desde el punto de vista palinológico la dominancia de polen de *Pinus* y en menor medida de *Quercus* y *Alnus* en dichas secuencias llevó a tratar de identificar a través del polen las especies de *Pinus* sin éxito (González-Quintero y Fuentes-Mata, 1980), y en el caso de *Quercus*, aunque hay diferencias a nivel de la pared del grano de polen, solo con microscopía de barrido es posible separar algunas especies. De esta manera, la identificación de especies de *Pinus* y *Quercus*, aunque a veces posible, se hace poco práctica en conteos de secuencias sedimentarias. Lo mismo ocurre en el caso de *Alnus*, aunque hay diferencias en términos de número

de poros y tamaños de los granos en varias especies, estas no son suficientes para la separación de especies (Lozano-García et al., 1995).

Otro conjunto de estudios sobre la historia de la vegetación a través del análisis palinológico, calculando concentración polínica y tasas de acumulación con un enfoque multidisciplinario, incluyendo estudios paleolimnológicos, propiedades magnéticas y cronologías robustas en sedimentos lacustres de los lagos de Chalco, Texcoco, Tepexpan, Tecocomulco (Figura 1) (altitudes entre 2240 y 2250 msnm) ofrecen datos sobre cambios ambientales y la respuesta de la paleovegetación en la cuenca (Lozano et al., 1993; Lozano-García y Ortega-Guerrero; 1998; Caballero et al., 2010; Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005; Sedov et al., 2010).

La dominancia del polen de pocos taxa en los espectros del Cuaternario tardío del centro de México documentado en varios estudios (Lozano-García et al., 1993; Lozano-García y Xelhuantzi-López, 1997; Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998; Lozano-García y Vázquez-Selem, 2005; Correa-Metrio et al., 2012) dificulta la interpretación de los cambios en las comunidades a consecuencia del cambio climático y/o ambiental. Sin embargo, la aplicación de métodos multivariados para analizar lluvias de polen fósiles en conjunción con lluvias de polen modernas ha permitido diferenciar, a pesar de la dominancia de unos cuantos tipos polínicos, los tipos de vegetación (Correa-Metrio et al., 2012). Una primera aproximación que se presenta en este trabajo es el análisis de las FDP de los taxa de la lluvia de polen moderna de la CM, la cual ofrece indicaciones sobre el comportamiento en la distribución altitudinal de estos y puede tomarse en consideración en la interpretación de las lluvias de polen fósiles. En el caso de los estudios sobre el análisis palinológico de varias secuencias lacustres de la CM los registros indican la dominancia del polen de *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*, Poaceae y Asteraceae (Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998;). Un ejemplo es el registro polínico de Chalco (2200 msnm) (Figura 5) que abarca desde 21000 hasta ca. 5000 años aP. Se observa en el diagrama palinológico de Chalco D que hay altos valores de polen de *Pinus* entre 21600 y 20700 años aP, valores similares en los porcentajes de *Pinus* se presentan en el diagrama de lluvia de polen moderna (Figura 2) entre 2800 y 3800 msnm. Si se toma en consideración que la densidad de probabilidad más alta para *Pinus* se encuentra entre 2800 y 3500 msnm es posible sugerir que el desplazamiento altitudinal de las comunidades de plantas como respuesta a los cambios climáticos del Pleistoceno tardío se refleja en la lluvia de polen fósil. Con base en estudios sobre la historia glacial del Iztaccíhuatl, Vázquez-Selem y Heine (2011) documentan para el centro de México cambios en temperatura desde el último glacial máximo (UGM) hasta el Holoceno. Así, para el UGM estiman un descenso en la temperatura de entre 6 y 8 °C, esta reducción, en combinación con los cambios en las fuentes de humedad modificó la distribución y composición de la vegetación estimándose un descenso de

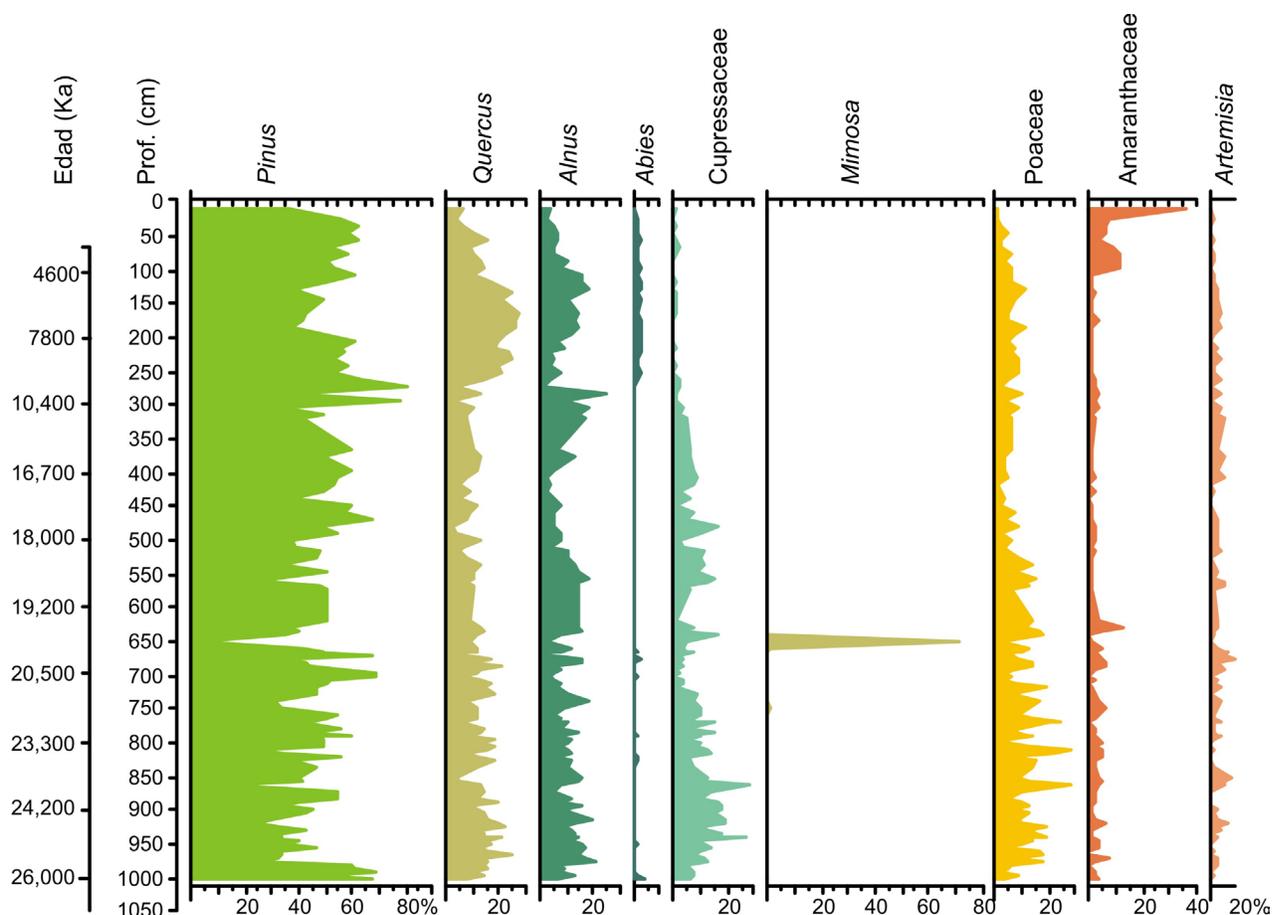


Figura 5. Diagrama palinológico en porcentajes de la secuencia Chalco D. Los datos polínicos están graficados en edad en años de radiocarbono calibrados (modificado de Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998).

la línea arbolada de ~ 1000 m en la CM (Caballero *et al.*, 2010). Estos cambios pueden ser observados en el análisis palinológico de secuencias lacustres del Pleistoceno tardío donde se muestran cambios en la composición, por ejemplo la presencia de polen de *Mimosa* a los ca. 17500 años aP en el registro de Chalco con un incremento notable hacia los 17000 años aP (Lozano-García y Ortega-Guerrero, 1998) es significativa dado que este taxa se caracteriza por presentar bajos valores de lluvias de polen moderno. Utilizando los datos de lluvia de polen moderna es posible reconstruir durante ese periodo condiciones secas para el sur de la CM dada la abundante presencia de este taxa xerofítico. Los taxa polínicos como *Mimosa* y *Acacia* no producen grandes cantidades de polen, consecuentemente propicia a que estén ausentes en la mayor parte de las secuencias fósiles, de ahí su importancia paleoecológica cuando sí están presentes en el registro fósil.

6. Conclusiones

El análisis de la lluvia de polen moderna de la CM utilizando distintos métodos estadísticos ofrece indicaciones

sobre la dispersión, transporte y representación del polen producido por las plantas que conforman la vegetación de la cuenca. A través de los métodos implementados, se infiere el comportamiento de los taxa polínicos en el gradiente altitudinal que caracteriza a la CM. El análisis de agrupamiento, agrupa a las comunidades que se desarrollan desde los 2250 hasta 3000 msnm, un segundo grupo contiene las comunidades entre 3000 a 3900 msnm y las localidades por encima del límite del bosque se agrupan en un tercer grupo. El DCA separa claramente las localidades y sus taxa siguiendo el gradiente altitudinal, así en las zonas bajas se localizan los sitios de matorrales, pastizales y bosques de *Juniperus*, seguido por los bosques de pino, encino y oyamel, hasta los zacatonales de altura por encima del límite del bosque. Las FDPs de los taxa polínicos junto con la FDPs de los taxa parentales acotadas por sus rangos altitudinales, mostraron el comportamiento de la dispersión de los taxa polínicos. Así, en algunos taxa como *Mimosa* y *Acacia* sus FDP se restringen en su distribución altitudinal, mientras que otros taxa como *Quercus*, *Solanum*, *Salvia*, *Salix* sus FDPs sobrepasan la distribución altitudinal de los taxa parentales mostrando el efecto de transporte a mayor altitud. Otro conjunto de taxa de amplia distribución altitudinal como

son las Poaceae, Asteraceae y *Pinus* sus FDPs reflejan su presencia dentro del gradiente. La aplicación de estos criterios en la lluvia de polen fósil contribuye a la correcta interpretación de los mismos.

Referencias

- Birks, H.J.B., 2003, Quantitative palaeoenvironmental reconstructions from Holocene biological data, in Mackay, A., Battarbee, R., Birks, J., Oldfield, F. (eds.) Global change in the Holocene, Arnold, London, 107-123.
- Birks, H.J.B., Birks, H.H., 1980, Quaternary palaeoecology: University Park Press, Baltimore, 289 p.
- Birks, H.J.B., Gordon, A.D., 1985, Numerical Methods in Quaternary Pollen Analysis: Academic Press, London, 317 p.
- 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.
- Caballero, M., Lozano-García, M.S., Vázquez-Selem, L., Ortega, B., 2010, Evidencias de cambio climático y ambiental en las cuencas de altura del centro de México durante el último máximo glacial: Boletín Sociedad Geológica Mexicana, 62(3), 359-377.
- Carlin, B.P., Louis, T.A., 2009, Bayesian methods for data analysis: Chapman & Hall, Boca Raton.
- Correa-Metrio, A., Bush, M.B., Pérez, L., Schwab, A., Cabrera, K.R., 2011, Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America: The Holocene, 21, 681-692.
- Correa-Metrio, A., Lozano-García, M.S., Xelhuantzi-López, S., Sosa-Najera, M.S., 2012, Vegetation in western central Mexico during the last 50 000 years: modern analogs and climate in Zacapu Basin: Journal of Quaternary Science, 27, 509-518.
- Delcourt, H.R., Delcourt, P.A., 1991, Quaternary Ecology: A paleoecological perspective: Chapman & Hall, Cornwall, UK.
- Domínguez-Vázquez, G., Islebe, G.A., Villanueva-Gutiérrez, R., 2004, Modern pollen deposition in Lacandon forest, Chiapas, Mexico: Review of Palaeobotany and Palynology, 131, 105-116.
- Faegri, K., Iversen, J., 1989, Textbook of pollen analysis, Wiley, Chichester, 216 p.
- González-Quintero, L., Fuentes-Mata, M., 1980, El Holoceno de la porción central de la Cuenca de México, in Sánchez, F. (Ed.), Memorias del III Colóquio sobre Paleobotánica y Palinología. Colección Científica, Serie Prehistoria: Instituto de Antropología e Historia, 113-132.
- Grimm, E.C., 1987, CONISS: A FORTRAN program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares: Computer and Geosciences, 13, 13-35.
- Grimm, E. C., 1992, TILIA 2 software. Springfield. Illinois State Museum.
- Lozano-García, M.S., Ortega-Guerrero, B., 1994, Palynological and Magnetic Susceptibility Records of Chalco Lake, Central México: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 109, 177-191
- Lozano-García, M.S., Ortega-Guerrero, B., 1998, Late Quaternary environmental changes of the central part of the Basin of Mexico: correlation between Texcoco and Chalco basins: Review of Palaeobotany and Palynology, 99, 77-93.
- Lozano-García, M.S., Ortega-Guerrero, B., Caballero-Miranda, M., Urrutia-Fucugauchi, J., 1993, Late Pleistocene/Holocene Paleoenvironments of Chalco Lake, Central México: Quaternary Research, 40, 332-342.
- Lozano-García, M.S., Sánchez-Colón, S., Xelhuantzi-López, S., Cruz, R., 1995, El polen de *Alnus* como posible indicador de condiciones paleoecológicas: Investigaciones recientes en Paleobotánica y Palinología, Colección Científica INAH, 294, 63-75.
- Lozano-García, M.S., Xelhuantzi-López, M.S., 1997, Some problems with the late Quaternary pollen records of Central Mexico: Basins of Mexico and Zacapu: Quaternary International: 43/44, 117-123.
- Metcalfe, S.E., O'Hara, S.L., Caballero, M., Davies, S. J., 2000, Records of Late Pleistocene-Holocene climate change in Mexico- a review: Quaternary Science Reviews, 19, 699-721.
- Mooser, F., Narin, A.E.M., Negendak, J.F.W., 1974, Palaeomagnetic investigations of tertiary and quaternary igneous rocks: VIII a palaeomagnetic and petrologic study of volcanics of the valley of Mexico: Geologische Rundschau, 63, 651-483.
- Ortega-Rosas, C.I., Peñalba, M.C., Guiot, J., 2008, Holocene altitudinal shifts in vegetation belts and environmental changes in the Sierra Madre Occidental, Northwestern Mexico, based on modern and fossil pollen data: Review of Palaeobotany and Palynology, 151, (1-2), 1-20.
- Palacios-Chavez, R., 1977, Lluvia de polen moderno en diferentes hábitats del Valle de México: Boletín de la Sociedad Botánica de México, 36, 45-69.
- R Development Core Team, 2009, R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.
- Rzedowski, J., 2006, Vegetación de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad: México D.F., 504 p.
- Calderón de Rzedowski, G., Rzedowski, J., 2001, Flora Fanerogámica del valle de México: 2ª ed., Instituto de Ecología, A.C. y CONABIO, Pátzcuaro (Michoacán), 1979, 1985.
- Sears, P.B., Clisby, K.H., 1955, Palynology in southern North America, Part 4. Pleistocene climate in Mexico: Bulletin of the Geological Society of America 66, 521-530.
- Sedov, S., Lozano-García, M.S., Solleiro-Rebolledo, E., McClung de Tapia, E., Ortega-Guerrero, B., Sosa-Nájera, S., 2010, Tepexpan Revisited: A multiple proxy of local environmental changes in relation to human occupation from a paleolake shore section in central Mexico: Geomorphology, 122(3-4), 309-322.
- Urrutia-Fucugauchi, J., Martín del Pozzo, A.L., 1993, Implicaciones de los datos paleomagnéticos sobre la edad de la Sierra de Chichinautzin, Cuenca de México: Geofísica Internacional, 32, 523-533.
- Vázquez-Selem, L., Heine, K., 2004, Late Quaternary glaciation of México, in Ehlers, J., Gibbard, P.L. (eds.), Quaternary Glaciations - Extent and chronology, Elsevier, Amsterdam, 233-242.
- Vázquez-Selem, L., Heine, K., 2011, Late Quaternary Glaciation in Mexico, in Ehlers, J., Gibbard, P.L., Hughes, P.D. (eds.), Quaternary Glaciations - Extent and Chronology. A closer look, Volume Developments in Quaternary Science. Vol. 15: Developments in Quaternary Science, Amsterdam, Elsevier, 849-861.

Manuscrito recibido: Enero 25, 2013.

Manuscrito corregido recibido: Abril 8, 2013.

Manuscrito aceptado: Mayo 20, 2013.