RELACIÓN LLUVIA DE POLEN-VEGETACIÓN EN SELVAS DE QUINTANA ROO

GERALD A. ISLEBE, ROGEL VILLANUEVA-GUTIÉRREZ Y ODILÓN SÁNCHEZ SÁNCHEZ

El Colegio de la Frontera Sur Unidad Chetumal, Herbario, Apartado Postal 424, CP 77000, Chetumal, Quintana Roo, México, Tel. 983-21666 ext. 226, fax ext.240, correo electrónico gerald@ecosur-qroo.mx

Resumen. Se analizó la lluvia de polen a lo largo de un transecto de 450 km entre Cancún y La Unión (Frontera Belice). Diez muestras de musgos colectadas en diferentes tipos de selva fueron analizadas para conocer su contenido polínico. Los datos fueron analizados con métodos de clasificación (TWINSPAN), ordenación destendida (DCA) e índices de asociación para establecer su relación con la vegetación actual. Por medio de análisis multivariado es posible detectar tres señales polínicas diferentes con sus respectivos taxones polínicos: de selva mediana (con *Maclura*, Apocynaceae, Moraceae, Sapotaceae, Araceae, *Cecropia*, *Celtis*, *Eugenia* y *Bursera*), acahual (con *Coccoloba*, *Metopium*, Anacardiaceae, Urticales, *Melothria*, *Croton*, Palmae) y vegetación perturbada (con *Zea mays*, *Mimosa* y Asteraceae). Por medio de los índices de asociación identificamos cuáles especies están sobre y subrepresentadas. En este último caso se encuentran, en su gran mayoría, especies entomófilas. Así, la relación vegetación/polen permite cuantificar señales polínicas con la posibilidad de aplicarlas a señales fósiles, al lograr detectar grupos de taxa de indicadores.

Palabras clave: lluvia de polen, vegetación, selvas medianas, península de Yucatán

Abstract. Modern pollen rain was studied along a 450 km long transect between Cancun-La Unión (Belizean border). Ten moss samples were collected in different vegetation types and analyzed for pollen content. The data were analyzed with classification (TWINSPAN), ordination analysis (DCA) and different association indices. Classification and ordination techniques allowed us to recognize three different pollen signals from semi-evergreen forest (with *Maclura*, Apocynaceae, Moraceae, Sapotaceae, Araceae, *Cecropia*, *Celtis*, *Eugenia* and *Bursera*), acahual (with con *Coccoloba*, *Metopium*, Anacardiaceae, Urticales, *Melothria*, *Croton*, Palmae) and disturbed vegetation (with *Zea mays*, *Mimosa* and Asteraceae). The degree of over-representation and under-representation of the pollen data with respect to the modern vegetation was established, being under-represented mostly entomophilous species. We can conclude that the actual pollen signal can be used for calibrating paleosignals, if clear groups of indicator taxa can be established.

Key words: pollen rain, vegetation, medium statured tropical forest, Yucatán peninsula

Los estudios de lluvia de polen permiten la calibración de conjuntos fósiles y apoyan la interpretación paleoecológica (Moore *et al.* 1991). Varios estudios han indicado que existe una relación directa entre la vegetación y la lluvia de polen (p. ej. Markgraf, 1980, Hicks, 1986); sin embargo, existen muy pocos estudios que establezcan esta relación para el sureste de México.

Este tipo de investigaciones se ha realizado principalmente en Estados Unidos y Europa (Carroll, 1943; Davis y Goodlett, 1960, Janssen, 1966, 1967; Lamb, 1984). Para México se reportan los estudios de Palacios (1977) en el Valle de México, de Lozano-García

(1984) para San Luís Potosí, de Montúfar-López (1985) de Chiapas y de Ohngemach y Straka (1983) para la región de Puebla-Tlaxcala. Islebe y Hooghiemstra (1995) reportan la lluvia de polen en zonas montañosas de Guatemala; los autores cuantificaron la relación polen/vegetación por medio de análisis multivariados. Del Petén de Guatemala se reportan estudios paleoecológicos (Leyden, 1984, 1987, Islebe *et al.*, 1996), así como de la Península de Yucatán (Leyden *et al.*, 1998; Islebe y Sánchez, en prensa), los cuales demuestran claramente los cambios vegetacionales y climáticos en el sudeste de México durante el Holoceno.

El presente estudio forma parte de una investigación realizada a lo largo de un transecto de 450 km entre Cancún y la Unión (Frontera con Belice), en la cual se trabajó en comunidades vegetales y se hicieron estudios paleoecológicos del Holoceno tardío, por lo cual es indispensable conocer la lluvia de polen en la región (figura 1).

Vegetación del área de estudio y clima

En un primer acercamiento, y de acuerdo con Miranda (1958a), la vegetación predominante en la zona de estudio corresponde a selva mediana-alta perennifolia, mediana subperennifolia y baja subcaducifolia, así como a vegetación secundaria derivada de éstas en distintos grados de desarrollo (acahuales). De acuerdo con el sistema de clasificación de Köppen modificado por García (1964), el tipo de clima que prevalece en la zona es el Aw o cálido subhúmedo con lluvias en verano; sin embargo en el transecto objeto de estudio se presentan hasta tres subtipos climáticos (Aw (x')i; Aw1 (x')i; Aw2 (i)). La orografía incluye dos unidades geomorfológicas: a) la llanura costera del caribe que abarca la zona centro y sur del estado, ésta es una llanura con microrelieve ondulado, a veces

achipotado, con amplias depresiones que abriga pequeñas llanuras y pantanos. Tierra adentro, el paisaje se torna más ondulado, integrando en algunos casos, cadenas de colinas no muy coherentes que reciben el nombre de sierritas. La altura aumenta de la periferia al sector oeste del estado. Está formada por calizas del Paleoceno-Eoceno inferior y por calizas del Mioceno superior y Plioceno (Butterlin, 1958; Miranda, 1958b; Wright, 1967); b) la unidad geomorfológica del litoral coralífero del norte, la cual presenta un relieve aplanado y ondulado, que se debe principalmente a la presencia de una coraza litificada sobre la mayoría de las rocas carbonatadas (Sapper, 1945).

Tomando en cuenta las condiciones descritas, y en un nivel más detallado, la vegetación selvática presente en la zona de estudio se comporta formando cinco asociaciones o comunidades (Sánchez e Islebe, en prensa); éstas son:

Comunidad de *Sebastiania adenophora*-*Plumeria obtusa* var. *sericifolia*-*Agave angustifolia*. Esta comunidad se desarrolla en suelos de tipo litosol-rendzina, cuyas características son: profundidad promedio de 5 cm, de color café oscuro, descansando sobre planchas de roca caliza aflorante y poco fragmentadas que llegan a cubrir hasta el 90% del área. En esta comunidad, los árboles alcanzan una altura de 5 a 7 m y su cobertura es de 90%, el estrato arbustivo se encuentra entre 1.5 y 2 m y posee un 60% de cobertura, por último el estrato herbáceo mide de 30 a 100 cm y su cobertura es de un 40%. De acuerdo con Miranda (1958a), el tipo de vegetación es una selva baja. Las especies características de esta comunidad son: *Sebastiania adenophora*, *Plumeria obtusa* var. *sericifolia*, *Agave angustifolia*, *Beaucarnea plicabilis*, *Esenbeckia berlandieri* subesp. *berlandieri*, *Bromelia karatas* y *Rhoeo discolor*. Esta comunidad se encuentra restringida a la zona norte de Quintana Roo.

Comunidad de *Manilkara zapota*-*Coccothrinax readii*, con estas especies dominando el estrato arbóreo. Esta comunidad se desarrolla en suelos que poseen buen drenaje (litosol-rendzina), su profundidad promedio se encuentra entre 15 y 20 cm, de color café oscuro a negro, descansan sobre lajas fragmentadas que llegan a cubrir entre el 45 y el 60% del área, también es posible que esta comunidad se desarrolle sobre suelos de tipo luvisoles crómicos que son de color rojo a café rojizo, profundidad promedio 80 cm, drenaje superficial moderadamente lento y un 20% de pedregosidad, en estas dos variantes de suelo las especies características de la comunidad son: *Manilkara zapota*, *Coccothrinax readii*, *Coccoloba reflexiflora*, *Mamea depressa*, *Bromelia karatas*, *Laetia thamnina*, *Neea psychotrioides*, y *Ottoschulzia pallida*. Los árboles que integran

Figura 1. Área de estudio y distribución de las comunidades vegetales.

el dosel miden de 16 a 20 m y su cobertura es de 80 a 90%. Los arbustos miden de 1 a 3 m y poseen una cobertura de 40 a 48%, las herbáceas miden entre 20 y 100 cm y cubren del 20 al 35%. En este tipo de suelo la comunidad presenta variación en cuanto a la composición ya que se registran especies que son características de las selvas bajas como *Pseudophoenix sargentii*, *Sebastiania adenophora*, *Plumeria obtusa* var. *sericifolia*, entre otras, dando como resultado una subcomunidad de *Pseudophoenix sargentii-Thrinax radiata-Bravaisia berlanderiana*. En esta subcomunidad, la altura de los árboles se encuentra entre los 8 y 15 m y su cobertura es de 90%. Los arbustos miden entre 1 y 2.5 m y su cobertura es de 40%, las herbáceas miden de 20 a 100 cm y cubren el 30%. En todos los casos esta comunidad se desarrolla en terrenos planos o que presentan ligeras ondulaciones y pendientes leves. El tipo de vegetación según Miranda (1958a), corresponde a una selva mediana. La distribución de esta comunidad se encuentra hacia la parte norte del Estado.

Comunidad de *Hampea trilobata-Metopium brownei-Bursera simaruba*. La altura de los árboles del dosel se encuentra entre 16 y 18 m, el estrato arbóreo en esta comunidad cubre entre el 70 y el 90%. El estrato arbustivo se encuentra entre 1 y 4 m de altura y posee una cobertura entre el 40 y el 47%, el estrato herbáceo mide de 20 a 100 cm de altura y cubre entre el 15 y el 30%. El tipo de suelo sobre el que se desarrolla esta comunidad corresponde a un litosol-rendzina, los cuales poseen buen drenaje, su profundidad promedio se encuentra entre los 10 y 17 cm, de color café oscuro a negro. Las especies características de esta comunidad son: *Hampea trilobata*, *Metopium brownei*, *Bursera simaruba*, *Nectandra coriacea*, *Sabal yapa*, *Bauhinia divaricata*, *Lysiloma latisiliquum*, *Bauhinia jenningsii*, y *Guettarda combsii*. El tipo de vegetación de acuerdo con Miranda (1958a), corresponde a la selva mediana. Se registra principalmente hacia el centro del Estado con una tendencia hacia la primera parte de la zona sur.

Comunidad de *Vitex gaumeri* *Caesalpinia gaumeri*. Esta comunidad forma parte de la selva mediana subperennifolia descrita por Miranda (1958a). En el estrato arbóreo los individuos más altos miden entre 16 y 18 m, este estrato posee una cobertura del 80 al 90%. El estrato arbustivo mide de 1 a 4 m y su cobertura es de 15 a 40%, el estrato herbáceo mide entre 20 y 100 cm y cubre del 5 al 24%. El tipo de suelo sobre el que se desarrolla esta comunidad corresponde a un litosol-rendzina, que posee buen drenaje, su profundidad promedio se encuentra entre 10 y 20 cm, de color café obscuro a negro. Las especies características de esta comunidad son: *Vitex gaumeri*, *Caesalpinia gaumeri*, *Acacia gaumeri*, *Byrsonima bucidifolia*,

Alseis yucatanensis, *Spondias mombin* y *Diospyros verae* *crucis*. Se le registra en el centro y sur del estado.

Comunidad de *Trichilia glabra-Brosimum alicastrum-Orbignya cohune*. Los árboles del dosel miden de 27 a 30 m de altura, el estrato arbóreo cubre entre el 95 y 97%. Las plantas del estrato arbustivo miden de 1 a 4 m y cubren del 20 al 23%, las herbáceas miden de 50 a 100 cm y tienen una cobertura de 12 al 10%. De acuerdo con la clasificación de Miranda (1958a) esta comunidad pertenece a la selva mediana-alta que se desarrolla hacia el sur de Estado. Las especies características de esta comunidad son: *Trichilia glabra*, *Brosimum alicastrum*, *Chrysophyllum mexicanum*, *Piper sempervirens*, *Macrura tinctoria*, *Swartzia cubensis* y *Piscidia piscipula*.

Material y métodos

Se seleccionaron áreas de levantamiento en un transecto de norte a sur del estado de 450 km desde Cancún hasta La Unión, pasando por diferentes tipos de selva. En estos levantamientos se registraron todas las especies arbóreas, arbustivas, herbáceas, datos estructurales (altura y cobertura), abundancia y tipo de suelo. El área de levantamiento fue de 1000 m². Las comunidades reconocidas en el estudio geobotánico fueron cinco (Sánchez e Islebe, en prensa) ya descritas en el apartado de vegetación.

Para la toma de muestra de la lluvia de polen se procedió a coleccionar musgos en 10 levantamientos a lo largo del transecto, lo que significa una muestra cada 45 km de distancia promedio. Se usaron los musgos que crecen sobre el suelo y los troncos de la vegetación arbórea. Las muestras de polen fueron preparadas en el laboratorio de usos múltiples de El Colegio de la Frontera Sur Chetumal mediante técnica estándar de acetólisis (Moore *et al.*, 1991). Las determinaciones de los granos de polen se realizaron con 400x, en algunos casos bajo 1000x. Se usó como trabajo de referencia la flora palinológica de Sian Kaán de Palacios *et al.* (1991). Además, se consultó la colección palinológica del Herbario ECO-CHET-H (Ecosur-Unidad Chetumal). En total, se identificaron 41 taxa de polen que se representan en el diagrama polínico mediante una gráfica de barras (figura 2), elaborado con la aplicación PollenDiagram (Duivenvoorden, 1991-1992).

Se aplicaron métodos de clasificación (TWINSPAN) y ordenación indirecta (DCA) para formar grupos de taxones indicadores y ver su relación con la vegetación actual (Hill, 1979a, 1979b). Los datos se corrieron con la aplicación PC-Ord de McCune y Mefford (1997). Los resultados de la clasificación se presentan en un dendrograma.

Se calcularon índices de asociación de Davis (1984) con las siguientes fórmulas

$$A = B_0 / (P_0 + P_1 + B_0)$$

dónde B_0 = el número de levantamientos en los cuales el tipo de polen está presente en la muestra y el taxon se encuentra en la muestra de vegetación; P_0 = el número de levantamientos en los cuales el polen está presente, pero el taxon vegetal está ausente, P_1 = el número de levantamientos en los cuales el taxon vegetal está presente y el polen correspondiente. El índice de asociación puede variar entre 0 y 1. Según Davis (1984) en el caso de $A=1$, los taxa de polen y planta siempre están presentes y en el caso de $A=0$ el polen está presente (planta ausente) o viceversa.

El índice de subrepresentación U se calcula por medio de la fórmula

$$U = P_1 / (P_1 + B_0)$$

Este índice varía entre 1 y 0, con el valor 1 para tipos de polen que están ausentes si el taxa correspondiente está presente, y con el valor 0 con los taxa de polen y planta presentes.

El índice de sobrerepresentación O se calcula con la fórmula

$$O = P_0 / (P_0 + B_0)$$

Este índice varía desde 1.0, que corresponde a polen que se encuentra presente, pero con la ausencia de la especie vegetal hasta 0, cuando el polen y la especie vegetal están ausentes.

Resultados

Se registraron 41 taxa de polen (figura 2), con pocos taxa presentes en todos los sitios de muestreo: *Zea mays* y otras *Poaceae*, mientras *Asteraceae*, *Acacia* y *Mimosa* son frecuentes en los sitios de muestreo y tie-

Figura 2. Diagrama porcentual de polen. Los sitios de muestreo están marcados de 1 al 9.

nen un índice de asociación de $A > 0.50$, indicando la presencia del polen y de la especie vegetal correspondiente. Estos taxa resultan ser buenos indicadores para la relación polen producido/vegetación (cuadro 1).

Acacia (Leguminosae), elemento arbustivo de selva mediana y baja con cuatro especies en el estado de Quintana Roo e indicador de condiciones perturbadas. Según los índices está subrepresentada.

Anacardiaceae (excluyendo *Metopium brownei*), son elementos arbóreos típicos de las selvas medianas en diferentes fases de desarrollo de Quintana Roo, pero no bien representados en la lluvia de polen.

Apocynaceae, elementos arbóreos típicos (p. ej. *Thevetia*) de las selvas medianas en el estado, detectados raramente en la lluvia de polen.

Asteraceae, elementos herbáceos comunes en condiciones perturbados. Se presentan con un valor de índice de asociación de 0.33, lo que todavía indica una buena relación entre presencia de la familia y el polen presente en las muestras.

Bignoniaceae, elementos arbóreos y trepadoras típicos de selvas, según la clasificación taxa indicadora de selva. Según el índice esta especie se encuentra sobrerrepresentada en las muestras de lluvia de polen.

Cecropia peltata (Cecropiaceae), elemento característico de selvas perturbadas, registrado en la lluvia de polen y sirve como indicadora ya que su presencia en la lluvia de polen implica la presencia en la vegetación circundante.

Croton (Euphorbiaceae). Este taxa arbóreo está ligeramente sobrerrepresentado en las muestras de lluvia de polen.

Lonchocarpus (Leguminosae), presente en diferentes fases de desarrollo de la vegetación selvática, registrado dos veces en la lluvia de polen, pero su índice de asociación indica que es un taxon importante al comparar la lluvia de polen con la vegetación.

Malphiaceae, elementos arbóreos de selvas medianas y bajas, indicador de sabana en algunos estudios paleoecológicos (Islebe et al., 1996). El índice indica que está subrepresentada en las muestras de lluvia de polen.

Metopium brownei (Anacardiaceae), elemento común en las selvas medianas, inundables y bajas. Observa-

do raramente en las muestras de lluvia de polen y con índices de asociación bajos.

Mimosa (Mimosaceae), elemento indicador de selvas perturbadas con valores de asociación intermedios.

Moraceae (excluyendo *Maclura*), elementos arbóreos abundantes en las selvas medianas y altas, bien repre-

Cuadro 1. Tabla de los valores de los índices de asociación (A), sub(U) y sobrerrepresentación (O).

	A	U	O
<i>Acacia</i>	0.50	0.83	0.33
Acanthaceae	0.17	0.20	0.40
Anacardiaceae	0.00	0.00	0.00
Apocynaceae	0.10	0.20	0.40
Araceae	0.10	0.20	0.90
Asteraceae	0.33	0.50	0.50
Bignoniaceae	0.33	0.67	0.00
<i>Bursera</i>	0.29	0.20	0.00
<i>Cayaponia</i>	0.00	0.10	0.20
<i>Cecropia peltata</i>	1.00	0.00	0.00
<i>Celtis</i>	0.00	0.00	1.00
<i>Citrilus lanatus</i>	0.00	0.20	0.30
<i>Coccoloba</i>	0.30	0.50	0.00
<i>Croton</i>	0.20	0.20	0.30
Cyperaceae	0.00	0.00	1.00
<i>Chlorophora tinctoria</i>	1.00	0.00	0.00
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	0.10	0.20	0.30
<i>Eugenia</i>	0.00	1.00	0.50
<i>Heliocarpus</i>	0.30	0.40	0.40
Leguminosae 1	0.20	0.00	1.00
Leguminosae 3	0.20	0.10	0.80
Leguminosae 5	0.20	0.00	1.00
<i>Lonchocarpus</i>	0.67	0.33	0.00
Malphiaceae	0.25	0.75	0.00
Malvaceae	0.20	0.67	0.50
<i>Melothria</i>	0.00	0.10	0.30
<i>Metopium brownei</i>	0.09	0.10	0.50
<i>Mimosa</i>	0.38	0.50	0.40
Moraceae	0.43	0.90	0.00
<i>P. albicanis</i>	0.10	0.10	0.70
Palmae	0.60	0.40	0.00
<i>Pithecellobium sp</i>	0.20	0.10	0.60
Poaceae	1.00	0.00	0.00
<i>Psychotria</i>	0.20	0.10	0.60
Sapindaceae	0.20	0.10	0.30
Sapotaceae	0.38	0.63	0.00
<i>Thrinax radiata</i>	0.40	0.60	0.00
Urticaceae	0.00	0.00	0.00
Verbenaceae	0.10	0.10	0.80
<i>Viguiera dentata</i>	0.00	0.00	1.00
<i>Zea mays</i>	0.50	0.00	0.50

sentados en la lluvia de polen y familia indicadora de condiciones más húmedas en estudios paleoecológicos (Leyden, 1984), aunque está subrepresentada según los índices de asociación.

Palmae, indicadores de condiciones de selva, pero con perturbación. Los valores de asociación indican una buena representación de estos taxa en la lluvia de polen.

Poaceae, indicadores de perturbación, con un índice óptimo de asociación (1.0).

Maclura tinctoria (Moraceae), típico en selvas medianas-altas, igual es un taxon indicador de estas selvas según los índices de asociación.

Sapotaceae, familia característica de las selvas bajas, medianas y altas, los índices de las especies de esta familia indican que está subrepresentada en las muestras.

Zea mays, presente en todas las muestras, aunque las milpas más cercanas estaban a dos o más km de distancia en los levantamientos y los índices de sobre-representación confirman lo observado.

Por medio de métodos de clasificación identificamos tres grupos (selva mediana, selva mediana perturbada y vegetación secundaria), que corresponde a la observación directa en el campo en los sitios de muestreo y se presentan en forma de dendrograma

Figura 3. Dendrograma, presentando la clasificación de los sitios

(figura 3). La ordenación indirecta demuestra además el agrupamiento de los sitios del muestreo: los sitios de tipo selva mediana se observan en el centro de la gráfica, mientras levantamientos con vegetación diferente o perturbada se ven agrupados al lado izquierdo de la gráfica (figura 4). Los ejes de ordenación se pueden interpretar mejor si las condiciones ambientales de los taxa se conocen bien (Whittaker, 1973), por lo cual se puede interpretar el eje principal de la ordenación (Gauch, 1982). El primer eje de la ordenación DCA va de sitios que están ubicados en sitios menos perturbados hasta sitios con más perturbación.

Discusión y conclusión

Los granos de polen encontrados en las muestras forman una primera herramienta para poder calibrar estudios paleoecológicos en la región sureste. Como se ha reportado de otros estudios de lluvia de polen, las especies anemófilas están sobrerrepresentadas y las especies entomófilas en general están subrepresentadas (Markgraf, 1980). El uso de la ordenación indirecta y clasificación permite que el agrupamiento de taxones específicos facilita la caracterización de la lluvia de polen de la selva mediana, con un grupo característico de *Maclura*, Apocynaceae, Moraceae, Sapotaceae, Araceae, *Cecropia*, *Celtis*, *Eugenia* y *Bursera*. La presencia de estos taxones aunque con porcentajes variados permite el reconocimiento de la señal polínica y la aplicación en estudios paleoecológicos. Los acahuales se caracterizan por la siguiente combinación de taxones en la lluvia de polen: *Coccoloba*, *Metopium*, Anacardiaceae, Urticales, *Melothria*, *Croton*, Palmae. Los ambientes perturbados a lo largo del transecto se caracterizan por la presencia de polen de *Zea mays*, *Mimosa* y Asteraceae.

La relación entre lluvia de polen actual y vegetación no implica que la composición florística de la paleovegetación sea igual a la actual. Los métodos multivariados apoyan en este sentido la reconstrucción, ya que nos indican las especies características o el conjunto de ellas. Los tipos de vegetación con un rango de distribución amplio como selvas medianas, bajas y acahuales tienen una señal polínica clara, mientras los tipos de vegetación de áreas reducidas son más difíciles de cuantificar, ya que son expuestos a lluvia de polen de áreas adyacentes y taxones característicos que son difíciles de detectar (Islebe y Hooghiemstra, 1995).

El enfoque cuantitativo de este estudio permitió caracterizar la vegetación actual por medio de su lluvia de polen, pero estudios adicionales con trampas artificiales de polen en diferentes ambientes nos ayu-

darán a cuantificar de manera más detallada la lluvia de polen a escala anual en los diferentes tipos de vegetación de la península.

Agradecimientos

Al CONACYT se agradece el apoyo económico al proyecto "Sinopsis actual y paleoecológica de la selva de Quintana Roo" (Clave: 25035N) y a El Colegio de la Frontera Sur Unidad Chetumal por el apoyo logístico. Se agradece a Scott Monks por su apoyo en las figuras y a Wilberto Colli por la participación en la elaboración de las muestras.

Literatura citada

- Adam D. P. y Mehringer P. J. 1975. Modern pollen surface samples-an analysis of subsamples. *J. Res. US Geological Survey* 3: 733-736.
- Butterlin J. 1958. Reconocimiento geológico preliminar del territorio de Quintana Roo. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros* X. (9-10): 531-564.
- Carroll G. 1943. The use of bryophytic polsters and mats in the study of recent pollen deposition. *American Journal of Botany* 30: 361
- Davis M. B. y Goodlett J. C. 1960. Comparison of the present vegetation with pollen spectra in surface samples from Brownington pond, Vermont. *Ecology* 41: 346-357.
- Davis O. K. 1984. Pollen frequencies reflect vegetation patterns in a Great Basin (USA) mountain range. *Review of Palaeobotany and Palynology* 40: 295-315.
- Duivenvoorden J. 1991-1992. Pollen Diagram 2.0. Hugo de Vries Laboratory, University of Amsterdam.
- FAO. 1988. Soil map of the World with Revised Legend. World Soil Resources Report 60. FAO. Rome.
- García F. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana) México, D. F. 71.
- Gauch H.G. 1982. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press.
- Hicks S. 1986. Modern pollen deposition records from Kuusamo, Finland. II. The establishment of pollen: vegetation analogues. *Grana* 25: 183-204.
- Hill M. O. 1979a. DECORANA-A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University Ithaca. 52 p.
- Hill M. O. 1979b. TWINSpan-A FORTRAN program for

Figura 4. Ordenación indirecta de los sitios de muestreo y de los taxa.

- arranging data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Cornell University Ithaca, 92 p.
- Islebe G. A. y Hooghiemstra H. 1995. Recent pollen spectra of highland Guatemala. *Journal of Biogeography* **22**: 1091-1099.
- Islebe G. A., Googhiemstra H., Brenner M., Curtis J.H. y Hodell D. 1996. A Holocene vegetation history of lowland Guatemala. *The Holocene* **6**:256-271.
- Islebe G. A. y Sánchez O. en prensa. History of late Holocene vegetation of the Caribbean coast of Mexico. *Plant Ecology*
- Janssen C. R. 1966. Recent pollen spectra from the deciduous and coniferous-deciduous forests of northern Minnesota: a study in pollen dispersal. *Ecology* **47**: 804-825.
- Janssen C. R. 1967. A comparison between the recent regional pollen rain and the subrecent vegetation in four major vegetation types in Minnesota, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* **2**: 331-342.
- Lamb H. 1984. Modern pollen spectra from Labrador. *Journal of Ecology* **72**: 37-60.
- Leyden B. W. 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **81**: 4856-4859.
- Leyden B. W. 1987. Man and climate in the Maya lowlands. *Quaternary Research* **28**: 468-480.
- Leyden B.W., Brenner M.A., Dahlin B. 1998. Cultural and climate history of Coba a lowland Maya City in Quintana Roo. Mexico. *Quaternary Research* **49**:111-122.
- Lozano-García 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.
- Markgraf V. 1980. Pollen dispersal in a mountain area. *Grana* **19**: 127-146.
- McCune B. y Mefford M. J. 1997. PC_ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 3.0. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Miranda F. 1958a. Estudios acerca de la vegetación. En: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. Tomo 2. IMERNAR. México.
- Miranda F. 1958b. Hidrografía. En: Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. Tomo 2. IMERNAR. México.
- Montúfar-López A. 1985. Lluvia de polen actual en bromelias, musgos y suelo superficial en los alrededores de Santa Marta, Ocozucuatla, Chiapas. Estudios palinológicos y paleoetnobotánicos, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D.F.
- Moore P. D., J. A. Webb y M. E. Collinson. 1991. Pollen analysis. 2nd edn. Blackwell Science Publications, Oxford. 230 p.
- Ohngemach D. y Straka H. 1983. *Beitraege zur Vegetations- und Klimageschichte im Gebiet von Puebla Tlaxcala. Pollenanalysen im Mexiko-Projekt*. F. Steiner Verlag, Wiesbaden. 165p.
- Palacios C. R. 1977. Lluvia de polen moderno en diferentes habitats del Valle de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **36**.
- Palacios C. R., B. Ludlow-Wiechers y R. Villanueva-G. 1991. *Flora palinológica de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, Mexico*. CIQRO, Chetumal. 321 p.
- Sánchez O. y Islebe G. A. en prensa. Tropical forest communities in southeastern Mexico. *Plant Ecology*
- Sapper, K. 1945. Geología de la Península de Yucatán. En: Enciclopedia Yucatanense. Vol. 1. Mérida, Yucatán. 207-213 pp.
- Whittaker, R. H. 1973. *Ordination and classification of communities*. Mcmillan, New York. 150 p.
- Wright, A. C. S. 1967. El reconocimiento de los suelos en la Península de Yucatán, México. Informe final. FAO. Copia mimeografiada. Colegio de Posgraduados, Chapingo. México.