

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

“Ensamble polínico moderno como indicador de la composición vegetal y cobertura boscosa en los paisajes de la sección norte de la Ecoregión Lachúa, Cobán, Alta Verapaz.”

Carla Paola del Cid López

BIÓLOGA

Guatemala, julio 2018

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

**“Ensamble polínico moderno como indicador de la composición vegetal y cobertura
boscosa en los paisajes de la sección norte de la Ecoregión Lachúa, Cobán, Alta
Verapaz.”**

INFORME DE TESIS

Presentado por

Carla Paola del Cid López

Para optar por el título de

BIÓLOGA

Guatemala, julio 2018

JUNTA DIRECTIVA

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

Dr. Rubén Dariel Velásquez Miranda	DECANO
Licda. Elsa Julieta Salazar Meléndez de Ariza, M. A.	SECRETARIA ACADÉMICA
MSc. Miriam Carolina Guzmán Quilo	VOCAL I
Dr. Juan Francisco Pérez Sabino	VOCAL II
Lic. Carlos Manuel Maldonado Aguilera	VOCAL III
Br. Andreina Delia Irene López Hernández	VOCAL IV
Br. Carol Andrea Betancourt Herrera	VOCAL V

Dedicado a...

La vida, quien nos enseña que el amor es el sentimiento más puro y gratificante. Nos enseña a comprender que somos pasajeros en este gran viaje.

Esto va dedicado a quienes compartieron la pasión, el amor, el asombro, la dicha de explorar y comprender lo que muchos no imaginan, y que por diversas circunstancias nos acompañan desde un plano diferente, no perceptible por nosotros. Va por ustedes Rodolfo Lima, Mónica León, Hugo Enríquez, Nahomy Lara, Juan Carlos Velásquez y Ángel de León.

Agradezco....

Al universo, a las fuerzas que controlan los procesos que nos dan un sentido de existencia, por lo asombrosa que es la vida.

A la Madre Tierra que nos ofrece día a día una oportunidad para amarla.

A la educación pública de Guatemala, fuente de valores y riqueza intelectual.

A la Tricentaria Universidad de San Carlos de Guatemala y al pueblo de Guatemala, por permitirme la formación académica y otorgarme el compromiso social para retribuir como ciudadana a esta bella nación.

A la Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia por brindarme la oportunidad de conocer la carrera de Biología, convirtiendo ésta no en una profesión sino en una forma de vida.

A la Escuela de Biología, docentes y personal administrativo por dedicarse a la formación de profesionales que luchan por la defensa de la vida.

A mi asesor Dr. Carlos Avendaño por su apoyo, guía, paciencia, compartir la misma paleolucra y no abandonarme en el proceso de la elaboración de este trabajo de tesis. A la Licenciada Roselvira Barillas por dedicar su tiempo y una visión objetiva en la revisión del presente documento.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, al proyecto FODECYT 57-2012 por el financiamiento de la investigación. Al Herbario BIGU y al Ing. Agr. Mario Veliz por permitir el trabajo de laboratorio en el salón Cladonia. Al Lic. Julio Morales y al Programa para la Investigación y Monitoreo de la Ecoregión Lachuá PIMEL por el apoyo logístico. A las autoridades administrativas del Parque Nacional Laguna Lachuá, a los líderes comunitarios de las comunidades de Santa Lucía Lachuá, Tzetoc, Entre Ríos, Pie de Cerro, Unión Buena Vista y Las Promesas por permitirnos realizar la investigación y por el apoyo en el trabajo de campo.

Al proyecto arqueológico Salinas Nueve Cerros SNC, a su director el Arqueólogo Brent Woodfill y a su equipo de trabajo por el apoyo logístico para la realización de este trabajo.

A la familia de Don Ramiro Tox, Don Pedro Xo y Don José Cucul, líderes de la comunidad de Santa Lucía Lachuá por hacernos sentir siempre apoyados y bienvenidos.

A nuestro biólogo empírico, Angel Xo y su familia. De no ser por él gran parte de este trabajo no se hubiera podido realizar. También los guarda recursos del Parque Nacional Laguna Lachuá que nos apoyaron y no nos dejaron perecer ante la rudeza del trabajo de campo.

A quienes participaron activamente en este proceso tanto en la parte de campo y la parte de laboratorio: Carlos Avendaño, Julio Morales, Rosa Sunum, Roxanda Lopez, Maura Quezada, Maria Eugenia Papa, Ángela Barrios, Claudia Morales, Zabdi López, Rubén Herrera, muchas gracias.

A quienes apoyaron moralmente y presionaron psicológicamente para que este capítulo de vida lograra llegar a su final. Mis **amigos y amigas** les agradezco los años de amistad, que parte de su vida la compartan conmigo y que conformen las piezas más importantes de mi vida.

Y, por último, pero no menos importante, agradezco a mi familia, mi mami Angélica, mi hermano José y su familia, y en especial a mi sobrina Lilian, quien a su corta edad me ha dado ejemplo de entereza y de cómo afrontar las adversidades que la vida nos puede presentar, LOS AMO, gracias por todo. Y no puedo dejar sin mencionar a quienes me acompañaron las madrugadas de trabajo mi Panfila y Sr. Gato.

**“A veces sentimos que lo que hacemos es tan solo una gota en el mar,
pero el mar sería menos si le faltara una gota”.**

Madre Teresa de Calcuta

INDICE

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. ANTECEDENTES	4
2.1 Palinología y paleoecología	4
2.2 Polen	4
2.3 Lluvia moderna de polen	5
2.4 Paisaje y ecología del paisaje	6
2.5 Cobertura y fragmentación del paisaje	7
2.6 Ecoregión Lachuá	8
2.7 Estudios de la vegetación, paisaje y diversidad biológica en la Ecoregión Lachuá	10
2.8 Estudios paleoecológicos en Guatemala	11
3. JUSTIFICACIÓN	13
4. OBJETIVOS	15
4.1 Generales	15
4.2 Específicos	15
5. HIPÓTESIS	16
6. MATERIALES Y MÉTODOS	17
6.1 Universo y muestra	17
6.2 Materiales y equipo	16
6.3 Procedimiento y métodos	19
6.3.1 Ejecución del experimento	19

6.3.2	Muestreo de vegetación	20
6.3.3	Muestreo de polen	21
6.3.4	Extracción de granos de polen	22
6.3.5	Análisis estadístico	23
6.3.6	Comparación de lluvia moderna de polen con núcleo L3	24
7.	RESULTADOS	26
8.	DISCUSIÓN	43
9.	CONCLUSIONES	52
10.	RECOMENDACIONES	53
11.	REFERENCIAS	54
12.	ANEXOS	63

Resumen

La complejidad paisajística que presenta Guatemala es el resultado de una historia geológica que originó una gran diversidad geográfica y estructural, en donde se alberga una gran cantidad de especies distribuidas en un terreno topográficamente accidentado y altamente heterogéneo (Mateo 2002; CONAP 2003, p. 8-10; Castañeda 2008). El conocer la evolución de un paisaje no solo nos ayuda a comprender la variabilidad histórica de factores naturales, sino también de los culturales en donde es determinante comprender los efectos que ha tenido el apareamiento de grupos humanos, y sus relaciones con los ecosistemas (Avendaño y otros 2005; Horn & Kennedy 2001, p. 192).

La calibración de la lluvia moderna de polen con las características del paisaje actual permite hacer reconstrucciones con base en registros fósiles de polen. El polen ha sido utilizado como un indicador indirecto de la estructura vegetal (Minckley *et al* 2008, p. 1963-1966; Burry y otros 2001, p. 419-421; McGlone & Meurk 2000, p. 181-183), ya que sus espectros o composiciones representan la vegetación y las variables ambientales y estructurales de un área. A través de estos espectros se pueden hacer reconstrucciones de paisajes pasados; pero a pesar de ello, en ambientes tropicales como los de Guatemala, los estudios de calibración son escasos (Islebe & Hooghiemstra 1995, p. 1091-1093; Islebe, Villanueva y Sánchez 2001, p. 31-32; Domínguez-Vásquez, 2004, p. 105-107).

En este estudio pionero en Guatemala se describió la complejidad paisajística de la parte norte de la Ecoregión Lachuá, a través de la comparación cuantitativa del espectro polínico moderno (proporciones de tipos de granos de polen) con la composición vegetal en remanentes boscosos con alto y bajo porcentaje de cobertura. Para esto se realizó un análisis de paisaje con diferentes tamaños de áreas de amortiguamiento a partir del remanente boscoso. Con este estudio se determinó que la lluvia moderna de polen no es capaz de reflejar todos los cambios en la composición vegetal en el paisaje, y que se necesita mayor certeza taxonómica de los granos de polen. A escala local es posible diferenciar áreas con cobertura boscosa y áreas perturbadas, lo cual está directamente relacionado con los síndromes de dispersión de los indicadores polínicos y las barreras que limitan la misma.

1. Introducción

La reducción de cobertura vegetal genera la pérdida de especies y altera dinámicas poblacionales y ecológicas de los organismos (Méndez y otros 2008; Avendaño y otros 2005), ya que está correlacionada con cambios en los patrones de hábitats de un paisaje. En el caso de la Ecoregión Lachuá, según registros históricos proporcionados por Monzón (1999), aproximadamente 50% de la cobertura vegetal se ha reducido en los últimos 50 años. Bajo el enfoque de estudios ecológicos de escala corta (aprox. 5-20 años), se dificulta la evaluación de la integridad del paisaje, ya que se desconoce la temporalidad a la cual se manifiestan las alteraciones ecosistémicas (López 2009; Avendaño y otros 2005).

Las modificaciones del paisaje ocurridas en tiempos pasados (de hace cientos de años) o bajo una amplia temporalidad (de hasta miles de años), pueden ser evaluadas mediante reconstrucciones paisajísticas utilizando indicadores biológicos fósiles, entre ellos el polen (Faegri & Iversen 1964, p.11). Previo a desarrollar una reconstrucción paleoecológica, se caracteriza el indicador fósil con su semejante actual, de tal manera que se realiza una calibración del polen moderno. El polen ha sido ampliamente utilizado como un indicador de la composición vegetal de un área determinada, y recientemente su estudio se ha incrementado en los trópicos (Felix, Rodrigues, Santos, Figueiredo, da Silva, Alves, Giannini, Carreira, Dias, da Silva, Sahoo, da Silva, Souza-Filho 2017, p. 4-6; Flantua, Hooghiemstra, Grimm, Behling, Bush, González-Arango, Gosling, Ledru, Lozano-García, Maldonado, Prieto, Rull, Van Boxel 2015, p. 2-4; Domínguez-Vásquez y otros 2004, p. 105; Gosling *et al* 2009, p. 70; Islebe & Hooghiemstra 1995, p. 1091; Islebe, Villanueva & Sánchez 2001, p 31). El polen liberado desde las anteras florales y que no cumple con su función reproductiva, queda suspendido en el ambiente y luego depositado en diversos sustratos o trampas naturales, tales como el suelo, colchones de musgo y sedimentos en cuerpos de agua (Avendaño, 2008). La proteína que compone la pared del grano de polen, esporopolenina, y su morfología variable, logran la diferenciación entre tipos vegetales y permite la preservación casi perfecta de los granos que se depositan, convirtiéndolo en un indicador biológico en registros fósiles de miles hasta millones de años (Faegri & Iversen 1964, p. 14; Torres, Vandenberghe & Hooghiemstra, 2005, p. 127-148).

En la Ecoregión Lachuá se cuantificó la complejidad paisajística a través de la comparación de la composición vegetal con el espectro polínico moderno (proporciones de tipos de granos de polen) de áreas con remanentes boscosos en paisajes con alto y bajo grado de conectividad. Para esto se realizó un análisis de paisaje con diferentes tamaños de áreas de amortiguamiento a partir del remanente boscoso donde se establecieron las unidades experimentales.

El material vegetal fue colectado en parcelas modificadas de Whitaker (50 x 20 m); y el material polínico se obtuvo de colchones de musgo (trampa natural de polen) de esta parcela en sub-parcelas (5 x5 m). El material vegetal se determinó taxonómicamente, y el material palinológico fue sometido al proceso denominado marcha ligera (McAndrews & Turton 2007, p. 11-13) para su identificación y conteo. Se elaboraron diagramas polínicos para comparar abundancias de tipos de polen en las diferentes condiciones paisajísticas; y se complementó con análisis de correspondencia canónica entre las variables a evaluar: unidades geocológicas, paisaje, tipo de cobertura boscosa, altitud, latitud y longitud. Además, se obtuvo el Índice de Davis, que asocia la representatividad entre los tipos de plantas productoras de polen y los granos de tipos de polen colectados. La calibración obtenida fue sometida a una comparación descriptiva con muestras paleoecológicas obtenidas del núcleo L3 extraído en las orillas de la laguna en el Parque Nacional Laguna Lachuá (Avendaño, 2012), donde se comparó la lluvia moderna de polen con los registros polínicos fósiles obtenidos del núcleo.

La reconstrucción de los escenarios antiguos toma importancia cuando se utilizan para explicar patrones y procesos actuales que caracterizan la vegetación de un área y su relación con las actividades humanas (Raper & Zander 2009, p. 442-444). La manera de poder llegar a conocer los procesos actuales es llevar un registro de sucesos anteriores y reconocer cambios graduales o repentinos, surgimiento o extinciones de organismos (Delcourt & Delcourt 1988, p. 23-25). Los colchones de musgo permitirán a corto plazo conocer la dinámica de las especies vegetales de la Ecoregión, ya que son excelentes trampas naturales que registran la historia vegetal contemporánea y realizar la reconstrucción de al menos una década de información (Wilmshurst & McGlone 2005, p. 4-7).

2. Antecedentes

2.1 Palinología y paleoecología

La palinología es la disciplina encargada de realizar estudios de granos de polen y esporas, entre otros palinomorfos, y contribuye a un amplio rango de estudios científicos que van desde la taxonomía vegetal, relaciones evolutivas de las plantas, ciencias forenses, ciencias alergénicas, hasta la arqueología (Barbosa, Velásquez y Mayorga-Saucedo 2006, p. 599-601; Lacey & West 2006, p. 58). La aplicación más conocida es la paleoecología, la cual se encarga de investigar la historia vegetal y dentro de estos estudios están los relativos al polen fósil y contemporáneo, su producción y distribución, así como aspectos importantes para la reconstrucción del clima y la vegetación en un lugar a lo largo del tiempo (Avendaño 2012; Lacey & West 2006, 45; Faegri & Iversen 1964). Esta ciencia ha sido ampliamente utilizada por biólogos y geólogos, y actualmente juega un papel importante en los trabajos arqueológicos, ya que permite reconstruir el ambiente natural en el cual se han desarrollado diferentes culturas prehispánicas a lo largo del tiempo. Así mismo contribuye a recrear el entorno y la vegetación de un sitio en particular (Avendaño 2012; Horn & Kennedy 2001, p. 192-194; Delcourt & Delcourt 1988, p. 24-31).

2.2 Polen

El polen se refiere al grupo de microsporas de las plantas con semilla (espermatofitos). Presenta una cubierta externa resistente (exina) que facilita su viabilidad mientras es transportado de la planta que lo ha originado a otra (polinización). Éste se produce en las anteras a partir de células madre y en el momento de su liberación contiene dos células haploides: la célula germinativa y la célula vegetativa. Cada grano de polen presenta características morfológicas externas que lo hacen único entre el extenso número de especies vegetales en el mundo (Hesse, Zetter, Halbritter, Weber, Buchner, Frosch-Radivo, & Ulrich, 2009, p. 35-37).

El polen ha sido utilizado ampliamente en diferentes investigaciones como un indicador de los procesos ecológicos, ya que sus características físicas (esporopolenina) le proporcionan extensa durabilidad temporal, y por lo tanto sitúa las inferencias y predicciones hipotéticas de las dinámicas y desarrollo de las condiciones ambientales en

una escala espacio-temporal determinada (Avendaño 2012; Burry, Trivi, Palacio & Lombardo 2001, p. 419-421; Delcourt & Delcourt 1988, p. 24-27). Estas predicciones se basan en el supuesto de que la concentración polínica representa, de forma indirecta, a la vegetación de un sitio, y a su vez, la vegetación presenta respuestas fisiológicas a la variabilidad climática, regímenes de perturbación (tanto naturales como antropogénicas) y procesos biogeoquímicos, lo que influye a los paisajes en una determinada escala espacio-temporal (Cajas 2009; Barbosa, Velásquez & Mayorga-Saucedo 2006, p. 599-603; Avendaño y otros 2005; Ávila 2004; Guinea 2004).

Para el estudio del polen como indicador, se debe considerar de dónde proviene (por ejemplo, el tipo de vegetación), su transporte (viento, agua o animales) y los procesos involucrados en la sedimentación del mismo (por ejemplo, mantos acuáticos, suelos, sedimentos). A este último proceso es al que se le debe dar mayor énfasis, ya que, al momento en que se deposita el polen, se encuentra sujeto a procesos físicos, químicos y biológicos que afectan su preservación (Avendaño 2008; Lacey & West 2006; Hall 1981; Faegri & Iversen 1964).

2.3 Lluvia moderna de polen

La reconstrucción del paisaje depende de una fase inicial importante, que es la calibración del organismo utilizado como indicador paleoecológico. La interpretación de la vegetación del pasado, a partir de polen fósil, requiere información de los depósitos modernos o lluvia de polen que pertenezcan a diferentes tipos de estructuras vegetales para tener un registro del gradiente que compone un paisaje. Esto implica registrar el inventario de los granos de polen para un área, y de esa manera buscar su relación con la vegetación circundante. Una serie de estudios que se han realizado en Guatemala, México, Belice, Sudamérica y Europa (Avendaño 2012; Grinn-Gofrón & Papiejko 2009, p. 747-748; McGlone & Meurk 2000, p. 181-182; Domínguez-Vásquez, Islebe & Villanueva-Gutiérrez 2004, p. 105-106; Burry, Trivi, Palacio & Lombardo 2001, p. 419-420; Islebe, Villanueva & Sánchez 2001, p. 31-32; Islebe & Hooghiemstra 1995, p. 1091-1092), y apoyan la relación que presenta la lluvia moderna de polen con la vegetación de un área en diferentes tratamientos espaciales.

La importancia de la reconstrucción de los escenarios actuales y antiguos toma relevancia cuando se tratan de explicar patrones y procesos que caracterizan la vegetación y la fauna de un área, y su relación con las actividades humanas (Raper & Zander 2009, p. 441-443). La manera de poder llegar a comprender los procesos actuales es posible cuando se registran sucesos culturales y biológicos pasados, surgimientos o extinciones de los organismos, cambios graduales o repentinos. Al tomar en cuenta estos factores, se trata de explicar la evolución del paisaje, los efectos que pueden generar el uso descontrolado de los recursos, y cómo esto puede llegar a ser un problema en el futuro (Delcourt & Delcourt 198, p. 23-25).

2.4 Paisaje y ecología del paisaje

Un paisaje se define por la interacción de la serie de elementos que lo conforman, dependiendo de la escala y del área de estudio (Mateo 2002; Avendaño y otros 2005). La ecología del paisaje abarca el estudio de la composición, estructura, función y cambio en un área heterogénea compuesta de ecosistemas que interactúan entre sí. La composición se refiere a la diferenciación genética de la población, identidad y abundancia de especies en el ecosistema y los distintos tipos de comunidades presentes. La estructura envuelve la variedad de parches o ecosistemas y sus patrones (tamaño y distribución de los parches). La función incluye procesos climáticos, geológicos, hidrológicos, ecológicos y evolutivos, tales como la dispersión de semillas y el flujo genético (Mateo 2002; Cajas 2009).

La ecología del paisaje se enfoca básicamente en la heterogeneidad espacial de un área, amplias extensiones territoriales que tradicionalmente estudia la ecología y el efecto de la actividad humana en los patrones y procesos de los paisajes (Mateo 2002; Ellis & Ramankutty 2008, p. 439-440). La ecología del paisaje se considera una ciencia interdisciplinaria que abarca la interrelación entre la sociedad humana y su ambiente, y para ello es necesario delimitar la escala a la cual se pretende trabajar (García 2006, p. 7-9). La escala tiene distintas definiciones dependiendo de los autores y la orientación del estudio, pero básicamente depende de la temporalidad y el espacio físico que abarca la investigación para poder definir la escala de trabajo.

2.5 Cobertura y fragmentación del paisaje

La modificación del paisaje se ha manifestado constantemente por efectos de la dinámica natural de la Ecoregión o por presión humana (Avendaño y otros 2005; Cajas 2009; Méndez y otros 2008). Desde el surgimiento de prácticas básicas como caza y recolecta en tiempos arcaicos, y en transición posterior al asentamiento de las comunidades humanas derivado de la implementación de la agricultura, la presencia humana ha transformado los ecosistemas locales, regionales y globales. La actividad humana ha facilitado la extinción de especies, invasiones, introducción y domesticación, incremento en la erosión del suelo y la alteración de ciclos biogeoquímicos. Estimadores globales de la transformación de los ecosistemas por los humanos, varían según distintos estudios y sus autores, pero es muy común la conclusión de que los humanos han transformado los ecosistemas y los procesos a lo largo del tiempo y del espacio terrestre que habitan (Crutzen 2002, p. 23, Ellis & Ramankutty 2008, p. 442-445).

La fragmentación de la cubierta original y el cambio del uso del suelo, son actualmente una de las más grandes amenazas para la conservación de la diversidad biológica y de servicios ecosistémicos (López-Barrera 2004, p. 67-69; González 2004; Kolb & Diekmann 2004, p. 199-200). La pérdida de bosque se ve mayormente influenciada por el incremento de diversos factores, como el avance de la frontera agrícola y petrolera, la extracción de madera para combustible y el crecimiento demográfico. La fragmentación implica la aparición de discontinuidades en los hábitats, por lo tanto, lo que originalmente fue una superficie continua de vegetación, se transforma en un conjunto de fragmentos desconectados y aislados entre sí. A medida que aumenta la pérdida de superficie de hábitat, disminuye la conectividad y se hace más evidente el efecto de borde (Fahrig 2003). Una de las consecuencias generadas por la fragmentación de los ecosistemas, en especial de los ecosistemas forestales, es la eliminación de la conectividad de la cobertura original, incrementando la susceptibilidad de los fragmentos de bosque a los efectos negativos de sus bordes. Los efectos de los bordes que se han documentado reportan mayor mortalidad de fauna o flora cerca del borde con respecto al interior del bosque, y la consecuente reducción del área del fragmento (Cipriotti & Aguilar 2005, p. 57-59; Keller & Yahner 2007, p. 411).

Un paisaje fragmentado puede presentar parches de bosque, pequeños o grandes, aislados o interconectados por corredores de vegetación remanente. Estos parches son los que después de una sustitución por espacios abiertos como pastizales, monocultivos u otros usos de aprovechamiento industrial, se han expandido en el área en las últimas décadas. En este sentido, la fragmentación está asociada a los efectos negativos derivados de acciones antrópicas que conllevan a la alteración del territorio y la pérdida del hábitat original. Lo anterior se traduce en la disminución e incluso en la extinción de especies. Los procesos que se ven más afectados por los efectos de la fragmentación del paisaje son aquellos que dependen de vectores de transmisión en el paisaje. La dispersión de semillas, la polinización de las plantas, las relaciones de depredador-presa, la dispersión de parásitos y epidemias, son ejemplos de procesos ecológicos frágiles por su dependencia de vectores animales que a su vez tienen limitado el movimiento por el paisaje (López-Barrera 2004, p. 69; Kolb & Diekmann 2004, p. 201).

2.6 Ecoregión Lachuá

El Parque Nacional Laguna Lachuá -PNLL- tuvo su origen en el año 1974 cuando fue establecido como reserva natural no susceptible a colonización, en donde se decidió delimitar un polígono de 10,000 ha. Fue establecido como Área de Protección Especial al ser incluido legalmente al Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas SIGAP, por la Ley de Áreas Protegidas en 1989 (Decreto 4-89). Luego, en 1996, es declarada Área Protegida con la categoría de manejo Parque Nacional, con el Decreto 110-96. La ubicación de la Ecoregión Lachuá es en el municipio de Cobán, departamento de Alta Verapaz, Guatemala. Se localiza entre los ríos Chixoy e Ibolay (límites norte, oeste y este) y las montañas de La Sultana (límite sur) (CONAP 2003; Avendaño y otros 2005).

En la actualidad el PNLL es un remanente boscoso de 14,500 hectáreas y su zona de influencia comprende aproximadamente 27,500 hectáreas, que contiene una variedad de humedales, ecosistemas acuáticos y planicies inundables (Ávila 2004). El principal cuerpo de agua es la Laguna Lachuá que posee una extensión de 400 hectáreas, una profundidad máxima estimada de 195 metros y 8 kilómetros de perímetro (Granados 2001).

Según Monzón (1999) la Ecoregión Lachuá puede dividirse en zona de usos múltiples, zona de uso especial, zona núcleo, zona de uso extensivo, zona de recuperación y zona de influencia. El plan maestro para el PNLL elaborado por CONAP en 2003 realiza una zonificación interna de la Ecoregión dividiéndola en Zona de Uso Especial (ZUE), Zona de Uso Público (ZUP), Zona de Uso Extensivo (ZUEx), Zona de Protección (ZP), Zona de Recuperación (ZR), y Zona de Amortiguamiento (ZAM). La Ecoregión se encuentra dentro de las tierras bajas del norte de Guatemala y pertenece al Cinturón Plegado del Lacandón, región kárstica de origen del Cretácico superior. La ZAM (también denominada Zona de Influencia –ZI-) consta de 27,500 ha, de las cuales más de 500 ha corresponden al área donde habitan 44 comunidades, 19 de ellas directamente colindantes al parque. Sus actividades económicas se basan principalmente en la producción agrícola de subsistencia, y se complementa con el aprovechamiento de algunos productos del bosque y de ecosistemas acuáticos. La población se estima en unos 13,500 habitantes en su mayoría de descendencia indígena Q'eqchi'.

En la Ecoregión también se localiza el sitio de importancia arqueológica llamado Salinas de los Nueve Cerros. En este sitio existe un domo de sal que representa la única fuente de este producto en las Tierras Bajas Mayas, aparte de fuentes marinas, ubicado en el Cerro Tortugas. La sal representó el único recurso necesario en el mundo Maya que fue sujeto de intercambio a larga distancia. Aunque el domo de sal formó una parte importante de la economía de las Tierras Bajas del norte durante los períodos coloniales y modernos, el sitio no fue registrado hasta finales del siglo diecinueve. En 1975 el arqueólogo Brian Dillon pasó tres temporadas investigando el área de producción de sal, para probar la hipótesis de la intensidad y sostenibilidad de extracción de sal en el sitio durante la época Clásica (Dillon 1977; Dillon 1979). Aun con las investigaciones previas, Nueve Cerros sigue siendo prácticamente desconocido. Dillon estudió el área de producción, y los nuevos proyectos fueron limitados a reconocimiento y mapeo. Han sido identificados ocho conjuntos arquitectónicos y seis aguadas, cada uno con su mapa, aunque sin un mapa maestro del sitio completo (Woodfill y otros, 2011).

2.7 Estudios de la vegetación, paisaje y diversidad biológica en la Ecoregión Lachuá

Castañeda (1997) reportó un total de 220 especies vegetales en el PNLL, dando un indicio de la complejidad estructural y heterogeneidad que caracteriza al área. Monzón (1999) propuso una primera división de clases vegetales que formaban la ZAM del PNLL en donde dividió el paisaje a partir de fotointerpretación en cultivos limpios, complejos de cultivos, pastos, guamil y bosque, bosques intervenidos y bosques densos. Ávila (2004) elaboró un programa base para el monitoreo de la vegetación en la Ecoregión donde se determinaron ocho clases vegetales definidas por el tipo de uso del suelo (Cuadro 1). A partir de este estudio, una serie de estudios con diversos taxa se llevaron a cabo en la Ecoregión siguiendo la clasificación vegetal como punto de referencia (González 2004; Garnica 2005; Quezada 2005; Avendaño y otros 2005; García 2007; Méndez y otros 2008; López 2009). Cajas (2009) realizó un análisis de la relación entre la heterogeneidad geoecológica y la diversidad biológica vegetal en el PNLL en el cual la distribución, abundancia y estructura del estrato arbóreo, en los bosques del área norte del PNLL y la ZAM, responden a las condiciones espaciales de cada unidad de paisaje. Las unidades paisajísticas están determinadas por su complejidad geoecológica, lo cual explica la dinámica del paisaje y estructura vegetal del PNLL y la ZAM.

Recientemente la investigación paleoecológica realizada por Avendaño (2012), sugiere que la práctica sofisticada de Jardines Forestales Mayas (JFM) se desarrolló en Salinas Nueve Cerros (SNC) por lo menos desde el Preclásico tardío hasta su abandono en el Postclásico temprano (ca. 1100 AP). Los JFM se han descrito como una práctica que desarrollaron los mayas bajo el principio de manejo dinámico de bosques diversificados, como un medio de conservación de la diversidad biológica, ya que, en su estructuración, el manejo implicaba replicar la heterogeneidad del bosque tropical en sus estratos verticales y horizontales, lo que resulta en la creación de múltiples nichos, y por lo tanto espacio para múltiples especies (Ford 2008, p. 179; Ford y Nigh 2009, p. 213-214; Fedick 2010; Ross 2011, p. 75-76). En el caso del registro de polen de SNC, se sugiere que los JFM se practicaron posiblemente por lo menos durante 9 siglos y que incluía múltiples especies culturalmente benéficas.

2.8 Estudios paleoecológicos en Guatemala

Los estudios paleoecológicos en Guatemala se dan a conocer en una publicación en 1967, con un estudio de Tsukada & Deevey en el Lago de Izabal. A partir de este momento, surge en el país una serie de estudios que se han enfocado principalmente en las regiones central y sur del departamento de El Petén, principalmente sobre el estudio del colapso maya (Correa-Metrio, Bush, Cabrera, Sully, Brenner, Hodell, Escobar & Guilderson 2012, p. 2-3; Wahl, Byrne, Schreiner & Hansen 2006, p. 380-382; Wahl, Byrne, Schreiner & Hansen 2007, p. 212-213; Demarest 2005; Dunning, Beach, & Rue 1997, p. 257-259; Islebe, Hooghiemstra, Brenner, Curtis & Hodell 1996, p. 265-266). En la mayoría de los casos, la paleoecología ha actuado como una herramienta de la arqueología para entender el desarrollo y vida cultural maya. En el resto de los estudios orientados a paleoclimatología, se ha determinado que, en el departamento de Petén, en un período de 36,000 a 24,000 años atrás, el clima era demasiado seco y frío para el establecimiento de bosque tropical. En lugar se registró una temperatura anual promedio que variaba entre 5°C y 8°C dominado por bosques templados de pino-encino. De igual forma se ha encontrado que las lagunas en el departamento de El Petén no se llenaron de agua hasta hace 8,500 años y que la vegetación se estableció 9,000 años antes del presente (Islebe & Leyden 2006, p. 20). Otros estudios se han enfocado en el impacto humano de la cultura maya sobre la vegetación, enfocándose a la producción de *Zea mays* L. como la causa de perturbación de bosques naturales (Diamond 2005, p 143-146 por Anderson).

Cuadro 1. Clases vegetales presentes en la Zona de Amortiguamiento del PNLL propuesta por Ávila (2004)

No.	Clase Vegetal	Características	Especies más abundantes
1	Bosque-Montaña	Domina el estrato arbóreo, escaso sotobosque. Incluye las regiones de bosque quemadas por incendios y que poseen árboles de crecimiento secundario.	<i>Anthurium aunderes</i> , <i>Calathea microcephala</i> , <i>Dialium guianense</i> , <i>Dracaena americana</i> , <i>Inga</i> sp., <i>Orbygnia cohune</i> , <i>Philodendron</i> sp., <i>Piper psilorhachis</i> , <i>Trophis racemosa</i> , <i>Lonchocarpus</i> sp., <i>Asplenium</i> sp., <i>Lacistema agregatum</i> .
2	Bosque con cardamomo	Presencia de árboles altos y gruesos que brindan sombra a plantaciones de cardamomo. Sotobosque ausente.	<i>Acacia</i> sp., <i>Asplenium</i> sp., <i>Costus</i> sp., <i>Dialium guianense</i> , <i>Elephantopus</i> sp., <i>Elettaria cardamomun</i> , <i>Hyptis</i> sp., <i>Orbygnia cohune</i> , <i>Sauraria</i> sp., <i>Virola koschnyi</i> , <i>Vismia camparaguey</i> , <i>Zuelania guidonia</i> .
3	Guamil rango I	Incluye milpa luego de la cosecha. Presenta herbáceas y algunos arbustos, con alturas entre 0.1 a 3 metros.	<i>Blepharidium guatemalense</i> , <i>Coelorachis racemosa</i> , <i>Dalbergia glabra</i> , <i>Desmodium canum</i> , <i>Euphorbia</i> sp., <i>Heliconia</i> sp., <i>Hyparrhenia rufa</i> , <i>Lasiacis divaricata</i> , <i>Panicum pilosum</i> ,

			<i>Paspalum lentiginosum</i> , <i>Rynchospora cephalotes</i> , <i>Sida rhombifolia</i> , <i>Solanum</i> sp., <i>Spermacoce</i> sp.
4	Guamil rango II	Dominancia de árboles delgados. Arbustos de 4 a 6 metros de altura.	<i>Brechiaria decumbens</i> , <i>Coelorachis racemosa</i> , <i>Desmodium canum</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> , <i>Paspalum</i> sp., <i>Rynchospora cephalotes</i> , <i>Scleria melaleuca</i> , <i>Cecropia</i> sp., <i>Cyperus</i> sp., <i>Piper</i> sp., <i>Wedelia trilobata</i> .
5	Guamil rango III	Dominancia de árboles y arbustos con mayor altura y diámetro. Altura mayor a los siete metros. Presencia de pocas herbáceas.	<i>Vochysia hondurensis</i> , <i>Solanum umbellatum</i> , <i>Rynchospora cephalotes</i> , <i>Paspalum lentiginosum</i> , <i>Luehea</i> sp., <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Cecropia</i> sp., <i>Costus</i> sp., <i>Schizolobium parahybum</i> .
6	Cultivos	Complejo de cultivos de maíz, frijol, ayote y con menor frecuencia el chile, arroz, sandía. Ausencia de árboles, escasos o ningún arbusto, presencia de herbáceas pioneras.	<i>Coelorachis racemosa</i> , <i>Conyza bonariensis</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> , <i>Manisuris ramosa</i> , <i>Paspalum conjugatum</i> , <i>Paspalum lentiginosum</i> , <i>Spermacoce</i> sp., <i>Zea mays</i> , <i>Scleria melaleuca</i> .
7	Potrero	Con o sin la presencia de árboles, los cuales son utilizados para sombra del ganado. Presenta palmas y algunos arbustos pequeños. Ciertas zonas son inundables. Predominancia de gramíneas.	<i>Spermacoce</i> sp., <i>Siparuna nicaraguensis</i> , <i>Sida rhombifolia</i> , <i>Scleria melaleuca</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Rynchospora cephalotes</i> , <i>Paspalum conjugatum</i> , <i>Panicum pilosum</i> , <i>Desmodium canum</i> , <i>Coelorachis racemosa</i> , <i>Brachiaria decumbens</i> , <i>Blepharidium guatemalense</i> , <i>Bulbostylis</i> sp.
8	Potrero enguamilado	Potrero con al menos un año de abandono. Presenta herbáceas y algunos arbustos altos.	<i>Tetramerium nervosum</i> , <i>Vismia camparaguey</i> , <i>Sida rhombifolia</i> , <i>Scleria melaleuca</i> , <i>Rynchospora cephalotes</i> , <i>Paspalum conjugatum</i> , <i>Paspalum lentiginosum</i> , <i>Lasiacis divaricata</i> , <i>Hyparrhenia rufa</i> , <i>Fimbristylis dichotoma</i> , <i>Digitaria sanguinalis</i> , <i>Desmodium canum</i> , <i>Coelorachis racemosa</i> , <i>Blepharidium guatemalense</i> , <i>Ageratum</i> sp.

Aparte de los estudios paleoecológicos realizados en los lagos del departamento de El Peten, el resto del país cuenta con pocos estudios y muchas áreas de interés no están exploradas, y entre ellos están los del Lago de Izabal, Lago de Amatitlán y el sitio arqueológico Tak'alik Ab'aj en el Asintal, departamento de Retalhuleu (Islebe & Leyden 2008). A pesar de esto, en general para el país, se cuenta entonces valiosas referencias como puntos de partida para desarrollar con mayor amplitud y profundidad la paleoecología en Guatemala: a) los estudios de vegetación del Holoceno mediano-tardío y Pleistoceno en el Departamento de Petén, Izabal y Amatitlán (Islebe & Leyden 2006, p. 15); b) un atlas palinológico de Chelemhá, Alta Verapaz (Ávila 2006); c) un atlas palinológico de vegetación dominante del Parque Nacional Laguna Lachuá (Barrientos 2004); d) una descripción palinológica de arbustos y árboles de Escuintla (Quiñones 1992); y e) un análisis de la evolución natural del paisaje durante el Holoceno Tardío en las tierras altas y bajas de Centro Norte de Guatemala (Avendaño 2012).

3. Justificación

La Ecoregión Lachuá posee amplio historial biológico y arqueológico, por lo que determinar la relación entre ambos es fundamental para la comprensión de la evolución que ha generado la actual conformación del paisaje (CONAP 2003; Avendaño y otros 2005; Castañeda 2008; Woodfill, Monterroso, Valle, Castillo, & Tox 2011; Woodfill, Dillon, Wolf, Avendaño & Canter 2015, p. 162-163).

El uso de la reconstrucción con indicadores fósiles biológicos como herramienta en el conocimiento de sucesos pasados, es fundamental para poder comprender los procesos que se están dando actualmente y las repercusiones que puedan generar en el futuro. Los indicadores fósiles deben ser comparados con sus semejantes actuales para conocer cómo se comportan ante las presiones climatológicas y ambientales actuales (Delcourt y Delcourt 1988, p. 2-3; Wilmshurst y McGlone 2005, p. 2-4). El diseño y la interpretación de los estudios paleoecológicos en distintos gradientes temporales y espaciales, pueden ser mejorados si se tiene especial cuidado en interpretar la dinámica actual del paisaje a estudiar, la tafonomía y taxonomía de indicadores fósiles, y la representatividad de los estudios de calibración bajo un contexto actual (Gosling y otros 2009, p. 2-5).

El polen es un indicador muy utilizado ya que, al depositarse en sustratos de preservación, se ha demostrado que la señal polínica refleja aproximadamente la composición de la vegetación, y por lo tanto el tipo de uso de suelo de un paisaje (por ejemplo, uso agrícola o forestal) (Islebe, Villanueva & Sánchez 2001, p. 2-6; Domínguez-Vásquez, Islebe & Villanueva-Gutiérrez 2004, p. 2-5). En el caso de paisajes heterogéneos que caracterizan a la Ecoregión Lachuá, es necesario determinar la naturaleza de la señal polínica.

En este trabajo se determinó la representatividad de la señal polínica con respecto a la vegetación circundante en dos escenarios paisajísticos: 1) paisajes con remanentes boscosos de alto porcentaje de cobertura, y 2) paisajes con remanentes boscosos de bajo porcentaje de cobertura. El análisis de ambos escenarios brindará una visión de la señal polínica a una escala regional de paisaje. Este estudio, en conjunto con una serie pionera de investigaciones de calibración a nivel Mesoamericano como la de Islebe y Hooghiemstra

(1995), Islebe, Villa Nueva y Sánchez (2001), Domínguez-Vásquez y otros (2004), Batthacharya y otros (2011) y Avendaño (2012), contribuirá a generar bases críticas de comparación al momento de tomar estos indicadores biológicos como medios válidos de reconstrucción de escenarios pasados. La combinación de estudios de calibración con estudios paleoecológicos es la base para dilucidar la evolución del paisaje, y así evidenciar y diferenciar modificaciones por causas naturales o por influencia humana.

4. Objetivos

4.1 Objetivos generales

4.1.1 Determinar la representatividad del espectro polínico en relación a la composición de la vegetación en paisajes con remanentes de bosque con diferente porcentaje de cobertura boscosa en la sección norte de la Ecoregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz.

4.1.2 Contrastar la representatividad del espectro polínico en la calibración de un registro paleoecológico de aproximadamente 1800 años antes del presente del Parque Nacional Laguna Lachuá.

4.2 Objetivos específicos

4.2.1 Determinar la representatividad del espectro polínico con la composición vegetal en paisajes con remanentes boscosos con alto porcentaje de cobertura boscosa.

4.2.2 Determinar la representatividad del espectro polínico con la composición vegetal en paisajes con remanentes boscosos con bajo porcentaje de cobertura boscosa.

4.2.3 Describir el efecto del porcentaje de cobertura boscosa en la composición del espectro polínico.

4.2.4 Comparar datos de calibración con base de datos de calibración y paleoecológica existente para Lachuá.

5. Hipótesis

- La composición vegetal presenta alta complejidad estructural obedeciendo a factores como el tipo de suelo, clima y manejo de la tierra. Esta complejidad se refleja en el espectro polínico moderno logrando diferencias entre dos tipos de paisajes, siendo estos remanentes boscosos con alto porcentaje de cobertura y remanentes boscosos con bajo porcentaje de cobertura en el paisaje.
- El espectro polínico moderno de áreas asociadas a un paisaje con alta densidad boscosa (áreas con alta cobertura vegetal) será semejante al espectro polínico fósil del núcleo sedimentario L3, lo que apoya la evidencia acerca de la existencia de jardines forestales (áreas con alta cobertura vegetal y de manejo forestal).

6. Materiales y Métodos

6.1 Universo y muestra

- La población está comprendida por la vegetación distribuida en la sección norte de la Ecoregión Lachuá.
- La muestra está comprendida por nueve remanentes boscosos ubicados en seis comunidades dentro de la Ecoregión Lachuá y el Parque Nacional Laguna Lachuá. Los nueve remanentes se clasificaron en dos categorías según el porcentaje de cobertura boscosa: los tres remanentes ubicados en el PNLL se consideraron de cobertura boscosa alta y los seis remanentes ubicados fuera del PNLL fueron considerados de baja cobertura boscosa y nombrados como sitios de mosaico.
- Las **unidades experimentales** fueron: para la vegetación, parcelas modificadas de Whitaker (20x50 m); y para el polen, colchones de musgo colectados en cinco subparcelas (1m x 1m) ubicadas dentro de la parcela de vegetación.

6.2 Materiales y equipo

6.2.1 Equipo

Microscopio Leyca y Microscopio
Motic con cámara incorporada

Cámara digital Sony

Campana de extracción de
gases

Centrífuga

Estufa eléctrica

Equipo de filtrado al vacío

Agujas de disección

Tijeras de podar y bastón
podador

Bolsas plásticas de diferentes
capacidades

Tubos Eppendorf

Papel Parafilm

Gradillas para tubos de ensayo

Papel filtro de diferentes
capacidades (150 μ y 7 μ)

Palillos de madera

Marcadores permanentes y
lápices

Libreta de campo

Cintas métricas

Balanza analítica y semi-analítica

6.2.2 Cristalería

Vasos de precipitar de 50mL, 250mL y 1000 mL

Tubos de ensayo Kitazato

Varillas de agitación Mechero de alcohol

Porta y cubre objetos Vidrios de reloj

6.2.3 Reactivos

Hidróxido de potasio al 10%

Ácido clorhídrico al 10%

Pastillas de *Lycopodium
clavatum*

Glicerina

Alcohol al 95%

Parafina

Glicero-gelatina

Safranina al 1%

Agua destilada

Aceite de inmersión

6.3 Procedimiento y métodos

6.3.1 Ejecución del experimento

- **Selección de sitios de muestreo**

La selección de los puntos de muestreo estuvo basada en el trabajo realizado por Quezada (2014). Fueron seleccionados seis remanentes boscosos ubicados en distintas comunidades que están ubicadas dentro de la Ecoregión Lachuá y en donde se han realizado trabajos previos (López 2009, Quezada 2010, Sunum 2013). También fueron ubicados tres sitios de muestreo dentro del Parque Nacional Laguna Lachuá (cuadro 2, anexo 13.1).

Cuadro 2. Georreferenciación de los remanentes boscosos ubicados para la colecta de material vegetal y polínico en la Ecoregión Lachuá.

Remanente	Código	Latitud	Longitud	Altitud (m)
Parque Nacional Laguna Lachuá 1	PL1	15.94076	-90.6741	181
Parque Nacional Laguna Lachuá 2	PL2	15.941575	-90.6718	186
Parque Nacional Laguna Lachuá 3	PL3	15.94073	-90.6338	180
Tzetoc	TZE	15.90952	-90.6206	179
Unión Buena Vista	UBV	15.99837	-90.6905	192
Finca Entre Ríos, Iebolay	FER	15.96402	-90.557	165
Las Promesas	PRO	15.98437	-90.6697	213
Pie de Cerro	PDC	16.00964	-90.6263	162
Santa Lucía Lachuá	SLL	15.96638	-90.6335	172

Fuente: datos experimentales.

Para definir los tipos de paisaje se utilizaron ortofotos de 2006 obtenidas del Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAGA) y el Instituto Nacional de Estadística (INE). Las ortofotos son fotografías aéreas que fueron transformadas en ortofotos y geo-

referenciadas por el MAGA e INE. Con base en dichas ortofotos y al contrastarlas con imágenes obtenidas con el programa Google Earth 2014 se crearon 27 parcelas circulares: nueve de 0.5 km de radio, nueve de 1 km de radio y nueve de 3 km de radio. Se trazaron alrededor de los remanentes boscosos y los tres sitios en el Parque Nacional Laguna Lachuá, con la ayuda del programa de software FreeMapTools disponible en línea (<http://www.freemaptools.com>).

Para cada una de las parcelas circulares de 0.5 km, 1 km y 3 km de radio se definieron los paisajes con alto y bajo porcentaje de cobertura, cuantificando el área total de cada parcela, el número de remanentes para cada una de las parcelas, el área que comprende cada remanente y la sumatoria de los mismos. Dos unidades experimentales (0.5 km y 1 km) que se establecieron en el Parque Nacional Laguna Lachuá fueron utilizadas como paisaje con cobertura boscosa continua (ca. 100%), y la tercera (3km) presenta un grado de perturbación mayor ya que fue establecida cerca del límite en el extremo oriente del PNLL, y está influenciada por los poblados ubicados en el exterior (anexo 13.3). Los seis remanentes ubicados en la ZI (menor al 75%) fueron clasificados como áreas de bajo porcentaje de cobertura boscosa, esto realizando un análisis y separación *a priori* basado en los valores obtenidos de los remanentes boscosos en las parcelas circulares.

Las variables de respuesta fueron medidas de la siguiente manera: para la vegetación se tomó la composición (riqueza de especies) y abundancia de los ejemplares vegetales colectados; y para el polen se tomó la composición y abundancia polínica obtenida en cada uno de los nueve puntos de muestreo.

6.3.2 Muestreo de vegetación

Se realizaron colectas vegetales en remanentes boscosos bajo la metodología utilizada por Ávila (2003) y por Méndez y otros (2008), consistente en parcelas de Whitaker modificadas de 20x50 m con sub-parcelas internas. De la parcela principal se registraron árboles con un DAP (diámetro a la altura del pecho) mayor de 10 cm; en una sub-parcela de 15x20 m se registraron árboles y arbustos con DAP entre 5 y 10 cm; en dos

sub-parcelas de 5x2 m en esquinas opuestas dentro de la parcela principal se registraron arbustos con DAP entre 1.1 y 5 cm; y en cuatro sub-parcelas de 1x1 m en las cuatro esquinas de la parcela principal se registró la vegetación con DAP menor de 1 cm en estado adulto (herbáceas). Se tomaron 4 muestras por taxón vegetal que se identificaron con una etiqueta en la que se escribió el número de colecta correlativo del colector y fueron anotados los datos correspondientes a fecha, coordenadas geográficas y datos específicos utilizados para la determinación taxonómica (Ávila 2004; Méndez y otros 2008).

Las muestras se trasladaron en bolsas plásticas de colecta a la Estación Biológica Sta. Lucía Lachuá. En la estación los especímenes se colocaron dentro de periódicos, y para su traslado al Herbario BIGU en la ciudad capital se introdujeron dentro de bolsas de colecta donde se les aplicó alcohol al 95% en cantidad suficiente. El baño abundante en alcohol garantizó que los especímenes llegaran en buen estado al Herbario BIGU para completar su herborización. Una vez en el herbario, las plantas fueron colocadas en prensas secadoras, y posteriormente en un congelador para eliminar cualquier agente contaminante (insectos o mohos). Para la determinación taxonómica se utilizaron claves dicotómicas y bibliografía disponible, y luego fueron ingresadas a la base de datos digital y a la colección con su respectiva etiqueta de identificación.

6.3.3 Muestreo de polen

Se colectaron colchones de musgo que se encontraban sobre el suelo o a una altura máxima de un metro sobre el suelo, con el fin de coleccionar el polen que represente la deposición superficial de granos de polen y abarcar el mayor espacio de muestreo posible. Los colchones de musgos se han utilizado como trampas naturales de polen ya que su anatomía foliar funciona como receptáculo de granos de polen, y a su vez almacena gran cantidad de humedad, lo que posibilita la preservación de polen (Faegri & Iversen 1964). Una comunidad de musgos bien preservada bajo un dosel denso puede almacenar un marco temporal considerable de polen depositado (e.g. 10 años) (Domínguez-Vásquez y otros 2004). Las muestras se trasladaron en bolsas plásticas al laboratorio donde se les aplicó el protocolo químico denominado “marcha ligera” (Islebe & Hooghiemstra 1995, p.7; Wilmshurst & McGlone 2005, p. 5).

En cada uno de los remanentes boscosos seleccionados se estableció una parcela de 5m por 5m en el punto central del mismo para minimizar el efecto de borde y para obtener la señal polínica que refleje mayormente vegetación boscosa. Dentro de la parcela se trazaron cuatro parcelas de 1x1 m, en las cuatro esquinas y una más en el centro, para definir una unidad experimental que cubriera la mayor área y heterogeneidad del centro del remanente. Para que las muestras conservaran su humedad, se guardaron en una refrigeradora hasta el día de la aplicación del protocolo de marcha ligera (Domínguez-Vásquez y otros 2004, p. 4).

6.3.4 Extracción de granos de polen

Los colchones de musgo fueron lavados con agua destilada para extraer el polen y a la solución resultante se le aplicó el protocolo para la preparación de microfósiles (No. 010 del Laboratorio de Paleoecología de la Universidad de Toronto) donde a cada solución obtenida de musgo se agregó KOH al 10% y se dejó reposar por una o dos noches. Las muestras fueron sometidas a calentamiento mediante Baño María por 5 min a una temperatura de 60 °C. Se dejaron enfriar y se centrifugaron. Se les aplicó un lavado con agua destilada para eliminar los residuos de KOH.

Siguiendo con el tratamiento, a los tubos que poseían la solución de los colchones de musgo se les agregó el contenido de los tubos con las pastillas de *Lycopodium* diluidas en HCl al 10%, se llenaron los tubos a un mismo nivel con agua destilada y se centrifugó. Se descartó el sobrenadante y se realizan lavados con agua destilada cuatro veces. Por último, las muestras fueron teñidas con safranina y se almacenaron en tubos de ensayo con unas gotas de glicerina. Para el montaje de los tubos de ensayo con el contenido polínico suspendido en las soluciones de glicerina, se tomaron muestras con palillos limpios y se colocaron en portaobjetos, la fijación se llevó a cabo en un medio de gelatina-glicerina y las láminas fijas fueron selladas con parafina y cubiertas por cubreobjetos para su preservación.

Los montajes se observaron al microscopio óptico utilizando los aumentos de 400x y 1000x para identificar y cuantificar los tipos de polen. Se establecieron dos criterios para

detener el conteo de granos de polen por unidad experimental: un número de 100 granos de polen arbóreo, ya que se tomó en cuenta la representatividad arbórea de áreas con cobertura boscosa densa; y un número máximo de cuatro láminas fijas. De esta manera se buscó tener un esfuerzo de conteo equivalente para todas las unidades experimentales y no tener datos sobreestimados (anexo 13.4). Las esporas de *Lycopodium* funcionan como marcador foráneo con las que se obtuvieron las proporciones de los granos de polen contabilizados en las muestras, ya que se conoce la relación de esporas contabilizadas y la cantidad de esporas en cada pastilla. Esta relación se obtiene al multiplicar el total de granos de polen contabilizados en el sitio por la cantidad de esporas de *Lycopodium* contenidas en la pastilla, este resultado se divide con lo obtenido al multiplicar la cantidad de esporas contabilizadas por los gramos de peso seco del colchón de musgo del que se obtuvieron las muestras del sitio. Para esto se utilizó la siguiente fórmula:

$$\text{Concentración de granos de polen por cm}^3 = \frac{(\text{granos de polen contados})(\text{número de esporas de Lycopodium por pastilla})}{(\text{número espora de Lycopodium contabilizadas})(\text{peso seco de musgo})}$$

Para la identificación se utilizó literatura relacionada, atlas polínicos regionales incluyendo a Islebe & Leyden (2006), Ávila (2006), Barrientos (2004), Quiñones (1992). También referencias disponibles en internet <http://www.pollenatlas.net>, atlas polínico de Brasil y el apoyo del Doctor Enrique Moreno, y la colección palinológica del Smithsonian Tropical Research Institute de Panamá.

6.3.5 Análisis estadístico

Se elaboraron matrices para el análisis de componentes principales (PCA): a) una cualitativa donde se incluyeron las variables independientes de unidad geocológica (Cajas 2009), porcentaje de cobertura boscosa, altitud, latitud, y longitud. Estas últimas tres variables de referencia geográfica fueron utilizadas como variables indicadoras de gradientes ambientales, que puedan estar relacionados con alguna otra variable independiente. La segunda matriz fue b) cuantitativa, integrada por las parcelas de

vegetación y los conteos de polen. Dichas matrices se analizaron con los programas estadísticos PAST © (Hammer 2001) y SPSS © (IBM derechos reservados).

Para evaluar la asociación entre las variables independientes, y los grupos vegetales y de polen por unidad experimental, se realizaron PCA y un análisis de correspondencia canónico (CCA). El PCA es un método de ordenamiento que rota los datos en el espacio vectorial, de tal modo que la mayor parte de las variaciones se acumulan en los primeros ejes, se identifican las variables que contribuyen en la explicación del fenómeno estudiado en mayor porcentaje en cada uno de los ejes principales (eigenvalores), y se realiza una representación linear de los datos. El CCA es un método que representa en un espacio geométrico de pocas dimensiones, las proximidades existentes entre un conjunto de objetos condicionado por una serie de variables predictoras (López 2009). En el análisis se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman, el cual es una medida de asociación/interdependencia entre dos variables. La estadística descriptiva es utilizada para obtener tendencias de la respuesta del polen, y su correspondencia con la vegetación y las variables ambientales evaluadas.

Se elaboraron diagramas polínicos con el programa C2 1.5 (Juggins 2003), en donde se calculó la abundancia relativa para cada uno de los tipos de polen y esporas de *Lycopodium clavatum* por unidad experimental. Se calculó el índice de asociación de Davis (A) (Davis & Goodlett 1960 en Islebe & Hooghiemstra 1995, p. 3) para analizar la relación entre la estructura vegetal y el ensamble polínico. Este índice provee una medida de presencia para el grupo vegetal que produce el polen. El índice presenta valores que van de 0 a 1, donde A=1 indica que el polen y el grupo vegetal están siempre presentes; y un A=0 indica que no existe relación entre los grupos polínicos y el grupo vegetal. Este índice es útil para evaluar la representatividad del polen en los paisajes muestreados, y la similitud de los sitios de colecta en función de los tipos de polen determinados.

6.3.6 Comparación de lluvia moderna de polen con núcleo L3

Al diagrama polínico obtenido con la lluvia moderna de polen se le agregaron, en el eje horizontal, los datos del conteo polínico obtenido del núcleo L3 extraído en la sección noreste de la laguna Lachuá en el Parque Nacional Laguna Lachuá, el cual registra una

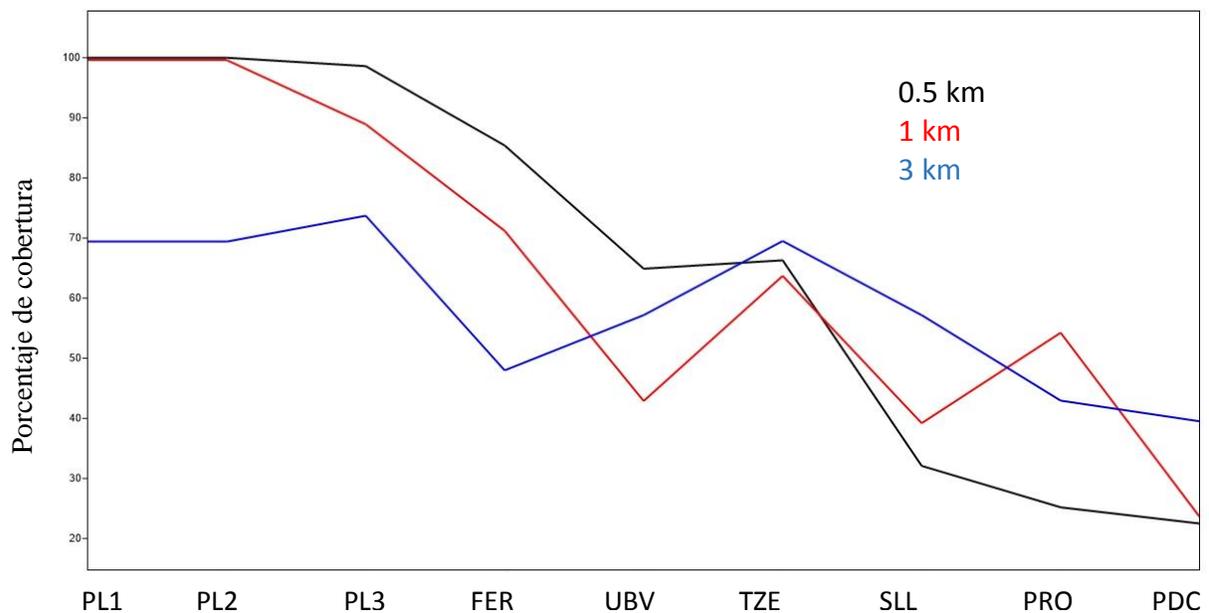
historia sedimentaria de aproximadamente 1800 años antes del presente (Avendaño 2012, p 236-237). Los registros polínicos modernos se compararon de forma visual en la gráfica, y se realizó una comparación descriptiva con los registros polínicos obtenidos de lluvias modernas de polen reportados por del Cid (2012), y datos de lluvia moderna de polen y registros fósiles reportados por Avendaño (2012) utilizando el programa C2 1.5 (Juggins 2003).

7. Resultados

7.1 Cobertura vegetal

Los remanentes boscosos seleccionados como unidades experimentales se caracterizaron por tener un distinto grado de perturbación en su estructura interna (e.g. diferente manejo), además de una influencia diferencial por el tipo de matriz paisajística circundante. Esta influencia puede variar dependiendo de la escala en la que se evalúa el fenómeno de lluvia de polen y de cobertura boscosa. Por ello, cada grupo de parcelas circulares de 0.5 km, 1 km y 3 km de radio alrededor de cada unidad experimental en cada uno de los tratamientos, se registró el número de fragmentos boscosos y se calculó el porcentaje de cobertura boscosa (Figura 2) (anexo 13.3).

Figura 2. Porcentaje de cobertura boscosa en áreas de amortiguamiento de 0.5 km, 1 km y 3 km de cada unidad experimental en la Ecoregión Lachuá. Ver Cuadro No. 3 para códigos de sitios.



Fuente: datos experimentales.

Las parcelas circulares de 0.5 km de radio correspondientes a las unidades experimentales dentro del PNLL, se caracterizaron por tener una cobertura boscosa del 100% y un solo bloque boscoso continuo. Para los sitios ubicados en la ZI del PNLL y que

se clasifican como sitios de mosaico los porcentajes variaron, dando como resultado que, en las UE FER, UBV y TZE, la cobertura fue de 85.4%, 64.9% y 66.3%, respectivamente. Sólo la parcela de UBV estuvo conformada por dos fragmentos, mientras FER y TZE por un fragmento continuo de bosque. Los porcentajes de cobertura boscosa para las UE SLL, PRO y PDC, presentaron porcentajes de 31.1%, 25.2% y 22.5%, respectivamente, y estuvieron compuestos de dos a seis fragmentos de remanente boscoso.

Las parcelas circulares de 1 km de radio dentro del PNLL, se caracterizaron por ser bloques de un remanente boscoso continuo, PNLL1 y PNLL2 con 99.6% de cobertura; y PNLL3 con 88.9% de cobertura, bloque compuesto por dos fragmentos de remanente boscoso. Para las UE FER, TZE y PRO se calcularon porcentajes de cobertura boscosa de 71.2%, 63.7% y 54.2 %, respectivamente, y el remanente boscoso que compone a cada una de estas parcelas estuvo compuesto por cuatro a seis fragmentos. Las UE UBV, SLL y PDC tuvieron porcentajes de 42.9%, 39.2% y 23.6%, respectivamente, y de cuatro a ocho fragmentos de remanente boscoso.

Los porcentajes de cobertura boscosa en las parcelas circulares de 3 km de radio del PNLL, difirieron considerablemente en comparación a las parcelas de radios menores. La UE PNLL3 registró 73.7% debido a que dentro de la parcela se encontraba una porción de la laguna Lachuá y parte de las comunidades al este del Parque Nacional, y en total se contabilizaron 26 fragmentos. Las otras dos UE del PNLL (PNLL1 y PNLL2) registraron 69.4%, ya que abarcan poblados al norte del Parque Nacional, y se contabilizaron 16 fragmentos de remanente boscoso. Las UE de TZE, UBV y SLL presentaron valores de 69.5%, 57.2% y 57.2%, respectivamente; y el remanente boscoso está conformado por 21, 30 y 27 fragmentos, respectivamente. Por último, las UE FER, PRO y PDC presentaron los valores más bajos de porcentaje de cobertura, 48%, 43% y 39.5% respectivamente; y el remanente boscoso está conformado por 42, 47 y 16 fragmentos respectivamente.

Derivado de este análisis paisajístico se establecieron para este estudio dos áreas: el PNLL que representa un área del 100% de cobertura vegetal y la ZI denominada como mosaico (las seis comunidades tomadas como UE) por la variabilidad en el porcentaje de

cobertura boscosa que es menor al 75%, independientemente de la parcela circular evaluada.

7.2 Riqueza vegetal

Se realizaron colectas de vegetación en tres unidades experimentales (UE) situadas en el tratamiento de mayor cobertura boscosa, adentro del Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL1, PNLL2 y PNLL3); (anexo 13.1) y en el tratamiento de menor cobertura boscosa o mosaico, localizado en seis UE afuera del PNLL, en las siguientes comunidades de la Zona de Influencia: Santa Lucía Lachuá (SLL), Río Tzetoc (TZE), Finca Entre Ríos (FER), Pie de Cerro (PDC), Unión Buena Vista (UBV) y Las Promesas (PRO).

De la vegetación colectada en las parcelas de Whitaker, se determinaron 47 familias, 43 especies y 223 registros vegetales en total. Estas colectas se realizaron en UE localizadas en lo que se denominó como bosque, lo que incluye remanentes boscosos con dosel denso (cerrado) y remanentes boscosos con cultivos perennes de hule y cultivos abandonados de cardamomo. En el **Cuadro No. 3** se presentan las familias vegetales que fueron colectadas en las unidades experimentales de los dos tratamientos, adentro (alta cobertura boscosa) y afuera (baja cobertura boscosa) del PNLL.

La UE PNLL3 (dentro del Parque Lachuá), presentó un registro de 20 familias vegetales, seguida por la UE PNLL1 y la UE SLL con 19 familias vegetales cada una. Las UE PNLL2 y PRO presentaron 17 familias vegetales; y las UE PDC y TZE presentaron 16 familias vegetales, y UBV presentó 15 familias vegetales (**Figura 1**).

La abundancia de la familia Rubiaceae (con 24 registros) fue equivalente a un 10% de la abundancia de la vegetación colectada, representada por los géneros *Alseis* sp., *Psichotria* sp. y *Palicourea* sp. La abundancia del grupo de leguminosas (con 40 registros), representada por las tres familias Fabaceae, Mimosaceae y Caesalpinaceae, tuvo una equivalencia de 18% de la vegetación colectada, con géneros como los siguientes: *Schizolobium* sp., *Pithecellobium* sp., *Dialium* sp., *Lonchocarpus* sp., *Vatairea* sp., *Desmodium* sp. *Inga* sp. y *Bahuinia* sp.

Cuadro No 3. Familias vegetales presentes las unidades experimentales adentro del PNLL, y en seis comunidades de la Zona de Influencia.

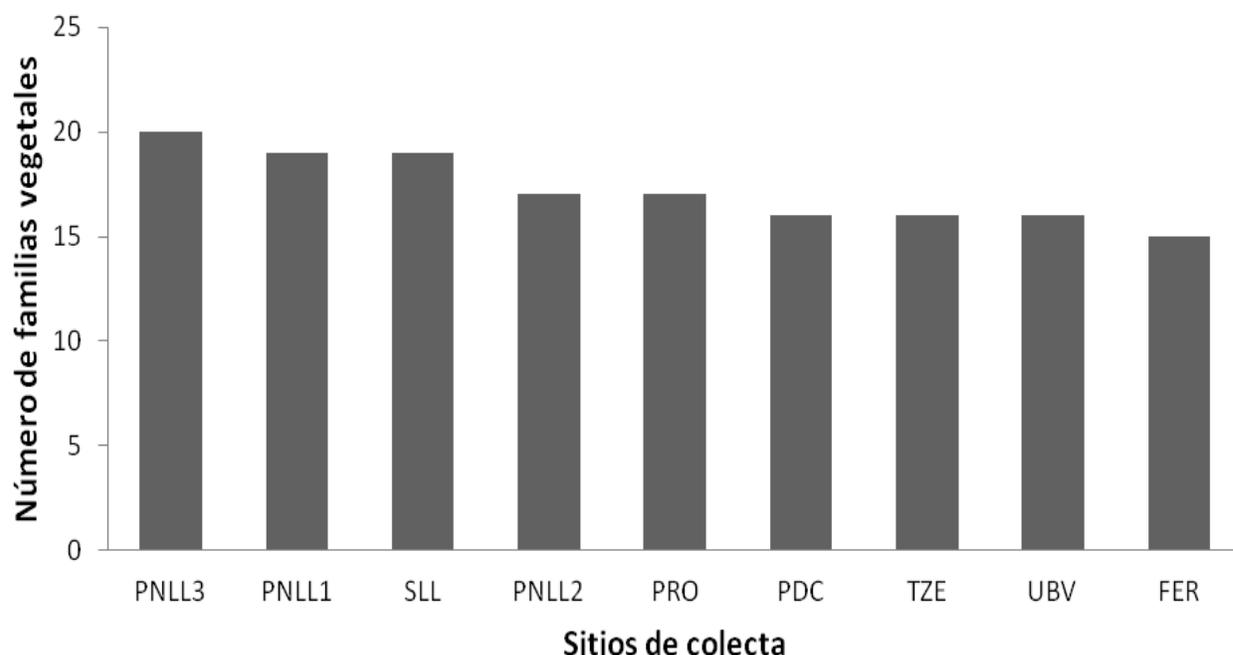
Sitio de colecta	Familias vegetales
Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL 1,2,3)	Anacardiaceae, Annonaceae, Apocynaceae, Araceae, Arecaceae, Asteraceae, Caesalpiniaceae, Clusiaceae, Costaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Liliaceae, Maranthaceae, Meliaceae, Mimosaceae, Myrtaceae Piperaceae, Poaceae, Rubiaceae, Saurauiaceae, Symplocaceae, Vochysiaceae,
Santa Lucía Lachuá (SLL)	Annonaceae, Apocynaceae, Arecaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Caesalpinaceae, Combretaceae, Commelinaceae, Cyperaceae, Dioscoreaceae, Fabaceae, Lacistemaceae, Melastomataceae, Mimosaceae, Moraceae, Orchidaceae, Passifloraceae, Piperaceae, Rubiaceae, Symplocaceae.
Tzetoc (TZE)	Araceae, Arecaceae, Caesalpiniaceae, Comelinaceae, Costaceae, Dilleniaceae, Fabaceae, Heliconiaceae, Leguminosa, Liliaceae, Melastomataceae, Mimosaceae, Myrtaceae, Orchidaceae, Piperaceae, Poaceae, Rubiaceae.
Finca Entre Ríos (FER)	Anacardiaceae, Annonaceae, Apocynaceae, Araceae, Arecaceae, Caesalpinaceae, Costaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Leguminosa, Melastomataceae, Myrtaceae, Piperaceae, Rubiaceae, Solanaceae, Urticaceae.
Pie de Cerro (PDC)	Anacardiaceae, Araceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Caesalpinaceae, Cecropiaceae, Comelinaceae, Fabaceae, Maranthaceae, Melastomataceae, Mimosaceae, Moraceae, Piperaceae, Rubiaceae, Sapotaceae, Urticaceae.
Unión Buena Vista (UBV)	Araceae, Arecaceae, Clusiaceae, Costaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Mimosaceae, Moraceae, Myrtaceae, Passifloraceae, Piperaceae, Poaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Sapindaceae.
Las Promesas (PRO)	Acanthaceae, Annonaceae, Apocynaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Lacistemaceae, Lamiaceae, Liliaceae, Melastomataceae, Mimosaceae, Moraceae, Myristicaceae, Piperaceae, Poaceae, Rosaceae, Rubiaceae.

Fuente: datos experimentales.

La familia Arecaceae (19 registros) tuvo una abundancia de 8.5% de la vegetación colectada, representada por los géneros *Bactris* sp., *Astrocaryum* sp., *Chamaedorea* sp. y la especie *Orbygnia cohune*. La abundancia de la familia Piperaceae tuvo una equivalencia de 8% (18 registros) de la vegetación colectada, representada por los géneros *Piper* sp. y *Peperomia* sp. La abundancia de la familia Araceae tuvo una equivalencia de 7% (16 registros) de la vegetación, con los géneros *Anthurium* sp., *Phylodendron* sp., *Monstera* sp.,

Spatiphyllum sp. y *Syngonium* sp. La abundancia de la familia Melastomataceae tuvo una equivalencia de 3% (7 registros) de la vegetación colectada, con los géneros *Miconia* sp. y *Clidemia* sp.

Figura 1. Número de familias vegetales que fueron colectadas en cada sitio de muestreo, dentro del Parque Nacional Laguna Lachuá y en las seis comunidades. Ver Cuadro No. 3 para códigos de sitios.



Fuente: datos experimentales.

Las abundancias de las familias Apocynaceae, Annonaceae y Poaceae tuvieron, cada una, una equivalencia de 2% (6 registros) de la vegetación colectada. Las familias como Cyperaceae, Moraceae, Meliaceae, Orchidaceae, Solanaceae, Urticaceae, Rosaceae, Burseraceae, Bombacaceae y Vochysiaceae presentaron abundancias menores al 2% de la vegetación colectada, ya que se tuvieron 5, 4 o menos registros.

7.3 Espectro polínico

El diagrama polínico representa las proporciones de granos de polen contabilizados según su representación en tipos, grupos, especies y familias vegetales que fueron identificados y clasificados según las características determinadas al evaluar la morfología de los granos de polen (anexo 13.5). En dicho diagrama (figura 3) la franja superior representa a las UE que se catalogaron como bosques con la mayor cobertura boscosa,

ubicados en el PNLL; y la franja inferior, catalogada como mosaico, representa a las seis UE que fueron ubicadas en la Zona de Influencia. El grupo de Coníferas (representado por el género *Pinus* sp.) se distribuye en las nueve UE, donde las mayores proporciones (42% a 43%) fueron en las UE PNLL1 y PNLL2, y las proporciones más bajas (2% a 5%) fueron en PNLL3 y UBV.

El tipo polínico Cupressaceae (representado solo por el género *Cupressus* sp.) presentó proporciones altas en las seis UE que representan el tratamiento de mosaico (entre 3.5% y 9%), comparadas con las del PNLL donde no se encontró (0%). El tipo polínico Betulaceae (representado sólo por el género *Alnus* sp.) se cuantificó a lo largo de las nueve UE, y presentó las proporciones más altas (entre 8% y 12%) para PDC, PRO, TZE y FER. Myricaceae (representado por el género *Myrica* sp.) presentó proporciones bajas (>6%), comparadas con los tipos polínicos antes mencionados, pero se encuentra en ocho de las nueve UE.

El grupo vegetal de los árboles y arbustos tropicales de tierras bajas está representado por tipos polínicos de diversas familias. La familia Anacardiaceae (8%) fue contabilizada en las UE SLL, PRO y UBV; mientras Apocynaceae, con los tipos polínicos Apo1, Apo2 y Apo3, está representada en las nueve UE (con valores entre 1% y 10%). La familia Arecaceae tiene dos tipos polínicos, Are 1 y Are 2, ambos distribuidos en ocho UE, particularmente en proporciones cercanas al 50% en PNLL3 y UBV. El tipo polínico de Burseraceae (*Bursera simarouba*), se localizó en todas las UE en proporciones bajas (entre 1% y 7.8%). Los tipos polínicos de las familias Moraceae y Solanaceae se contabilizaron para todas las UE, y sus proporciones fueron homogéneas para las nueve UE (entre 1% y 10%).

La familia Meliaceae se contabilizó para cinco UE en bajas proporciones (0.7 a 5.6%), La familia Myrtaceae presentó proporciones bajas (<0.6%) y fue contabilizada en cuatro UE, dos dentro del PNLL, en TZE y SLL. Los grupos de tipos polínicos cuya referencia taxonómica no fue posible identificar hasta familia, fueron considerados como desconocidos (Colporado, Triporado y Zonoporado), y presentaron proporciones muy bajas o fueron contabilizados solamente en una UE.

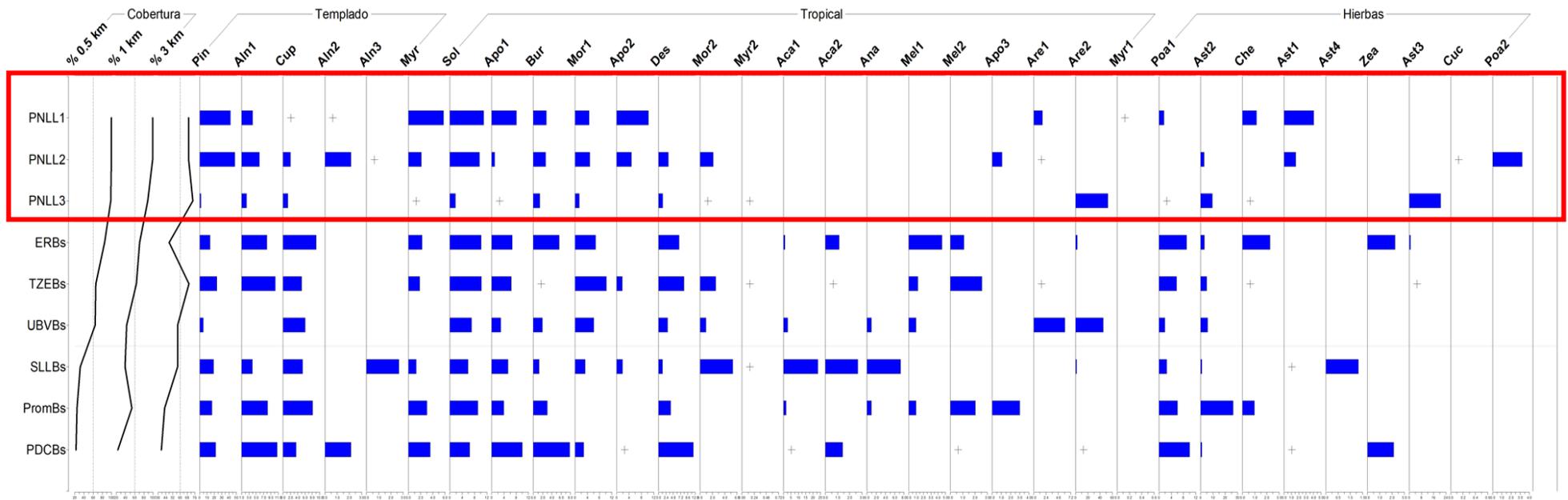


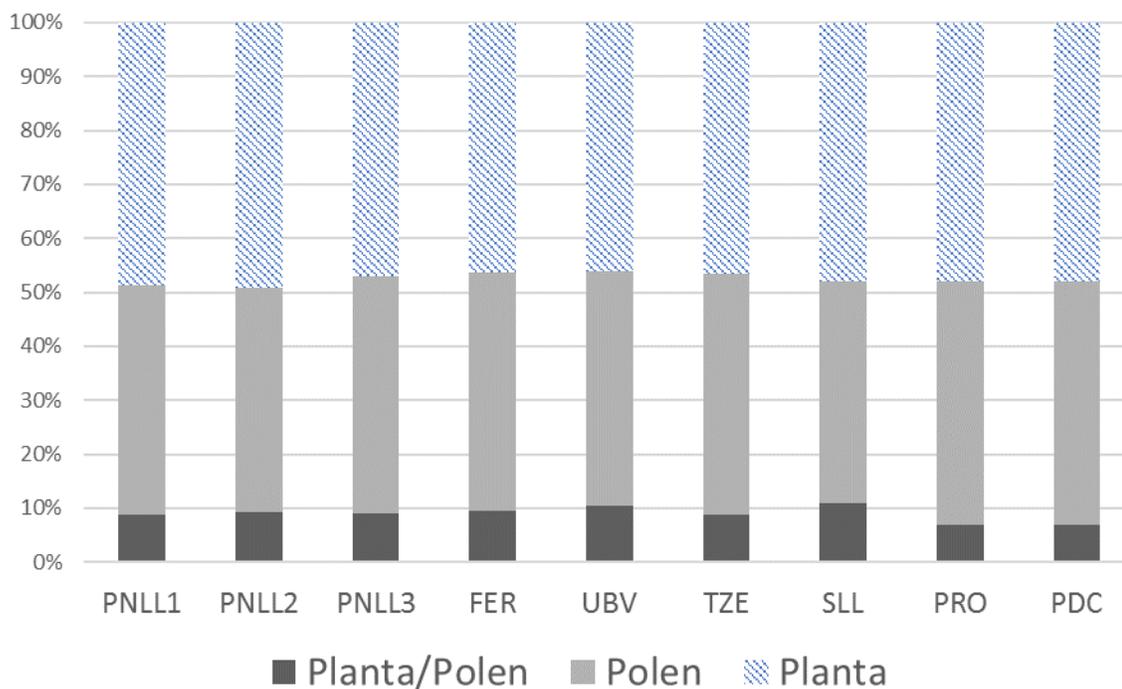
Figura 3. Diagrama de polen a partir de tipos polínicos contabilizados en función de las nueve UE de colecta de colchones de musgo. En la parte izquierda de la gráfica se encuentran los porcentajes de cobertura vegetal 0.5 km, 1 km y 3 km seguido de las UE en el siguiente orden de arriba hacia abajo: PNLL1, Parque Nacional Laguna Lachuá 1; PNLL2, Parque Nacional Laguna Lachuá 2; PNLL3, Parque Nacional Laguna Lachuá 3; ERBs, Bosque de Finca Entre Ríos; TZEBS, Bosque de Tzetoc; UBVBs, Bosque de Unión Buena Vista; SLLBs, Bosque de Santa Lucía Lachuá; PromBs, Bosque de Las Promesas; PDCBs, Bosque de Pie de Cerro. Las proporciones de granos están representadas por las columnas horizontales, las proporciones >1% están representadas con cruces (+). Lo que corresponde a los sitios del PNLL están enmarcados.

En el grupo de granos de polen del tipo herbáceas se encontraron representantes de las familias Asteraceae, Poaceae, Fabaceae (*Desmodium* sp.), y del conjunto vegetal Chenopodiaceae-Amaranthaceae (estas familias no se han logrado diferenciar ya que sus granos de polen son muy similares) (McAndrews y Swanson, 1967). Las herbáceas estuvieron representadas en grandes proporciones. Por ejemplo, los tipos polínicos de Poaceae fueron más abundantes en las UE ubicadas en el tratamiento de mosaico (hasta 26%). Sin embargo, el tipo polínico Compuesta2 (Familia Asteraceae), estuvo representada en altas proporciones en dos UE de bosque (hasta 20%), y las proporciones en la zona de mosaico fueron más bajas, exceptuando la UE PRO. La familia Cucurbitaceae se localizó únicamente para la UE PNLL2 (0.4%); representantes de la familia Poaceae (el género *Zea* sp.) se contabilizó para las UE FER y PDC con valores de 2% para cada uno. El complejo polínico Amaranthaceae-Chenopodiaceae estuvo representado en cinco de las nueve UE siendo indiferente en sitios de bosque o mosaico, pero sus valores de porcentajes fueron bajos siendo entre 0.5 y 1.5%.

7.4 Representatividad del espectro polínico y la vegetación

Evaluando la representatividad que tiene el espectro polínico y la vegetación de cada UE podemos observar en la gráfica de la figura 4 que aproximadamente solo el 10% se representa en una relación 1:1, lo que manifiesta la presencia de polen sin estar la planta generadora presente en el área (entre 40-45%) y casi el 45-50% de la vegetación no está representada por el espectro polínico. Al evaluar los sitios en general en función del Índice de representatividad de Davis, se identificaron a las familias vegetales que conforman el 10% de representatividad, y que pueden ser especies indicadoras de las condiciones vegetales evaluadas.

Figura 4. Porcentaje de representatividad del espectro polínico comparado con las familias vegetales colectadas en las unidades experimentales de la Ecoregión Lachuá.



Fuente: datos experimentales.

Los valores de los índices A de las familias *Arecaceae* ($A = 1$), *Apocynaceae* ($A = 0.67$), *Fabaceae* ($A = 0.89$) y *Poaceae* ($A = 0.56$), son válidos para sugerir a estos taxa como indicadores de la relación de producción de polen producido y presencia de vegetación correspondiente.

Es importante resaltar que para los taxa anemófilos, como coníferas (género *Pinus*, familias *Betulaceae*, *Myrtaceae* y *Cupressaceae*), se cuantificó el índice de sobrerrepresentación O con valores iguales a uno ($O = 1$). Estos valores son contabilizados en señales polínicas de origen regional, por tener los granos de polen una procedencia alejada del sitio de origen en relación con los otros tipos polínicos, ya que están ausentes las plantas generadoras de polen cercanas al sitio de muestreo. A pesar de que la familia *Myricaceae* posee un índice $O = 1$, que indica presencia de polen y ausencia de planta generadora, se conoce de una población de árboles de esta planta adentro del PNLL, lo cual explica la presencia de polen y la ausencia de ejemplares dentro de las colectas vegetales.

Los valores obtenidos con los índices A, O y U son reforzados con los datos que se observan en el cuadro 4, ya que en éste se representan los porcentajes de la vegetación y los conteos polínicos para las familias vegetales incluidas en el análisis.

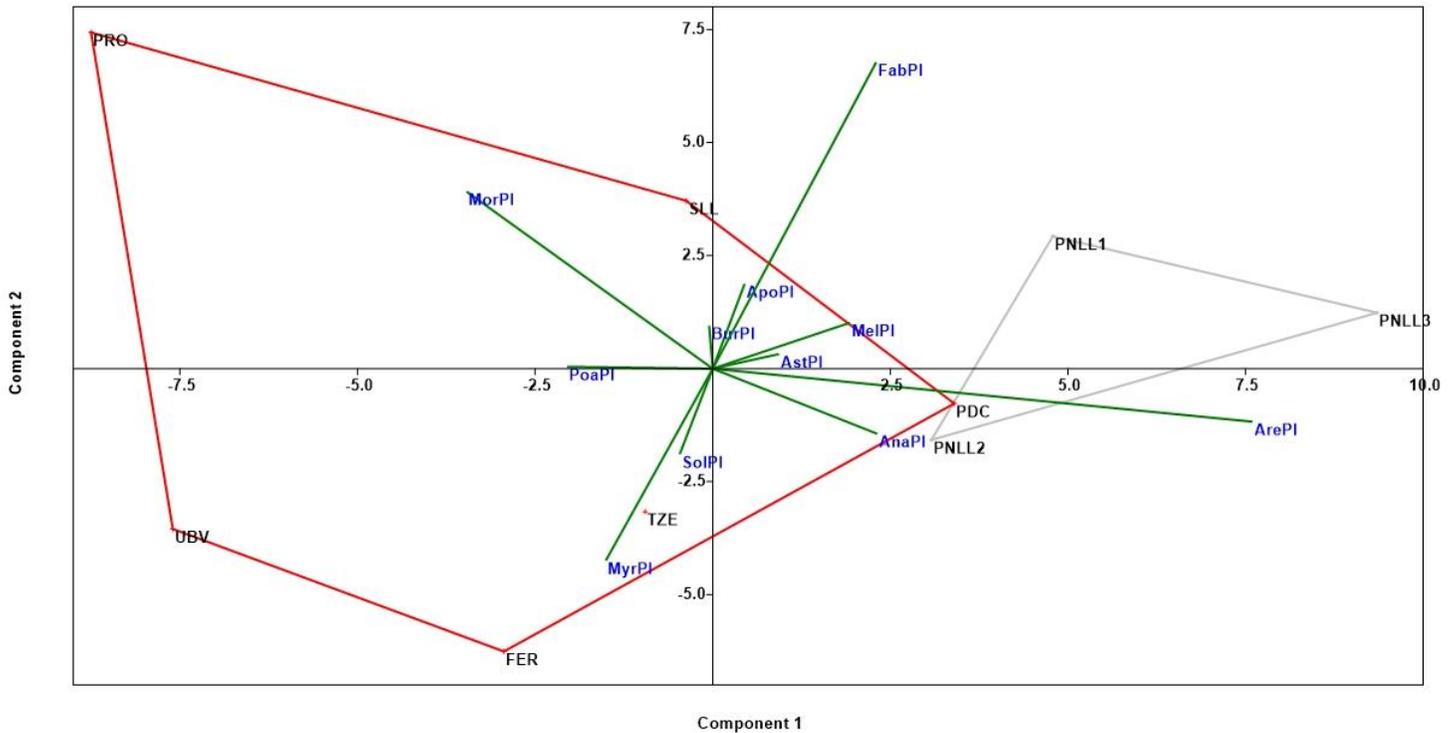
La familia Meliaceae presentó valores de U y O iguales, lo que indica que en algunos sitios de muestreo se contabilizaron tipos polínicos, y en otros sitios se tuvieron registros vegetales, pero no coincidieron ambas muestras. Para algunos sitios esta familia está sub-representada, por haber solo registros de la planta; y para otros sitios está sobre-representado, por tener solo registros polínicos.

Cuadro 4. Correspondencia entre la vegetación y los tipos polínicos contabilizados en función del Índice de Davis. (A, índice de Davis; U, índice de sub-estimación; O, índice de sobre-estimación; los valores más altos (>50%) del índice de Davis se encuentran encerrados en rectángulos, así como los que poseen valores cercanos o iguales a 1 de sobre-estimación.)

Familia	A	U	O	Familia	A	U	O
Aman-Cheno	0	0	1	Liliaceae	0	1	0
Acanthaceae	0	1	0	Maranthaceae	0	1	0
Anacardiaceae	0	1	1	Melastomataceae	0	1	0
Annonaceae	0	1	0	Meliaceae	0	1	1
Apocynaceae	0.67	0	0.33	Mimosaceae	0	1	0
Araceae	0	1	0	Moraceae	0.33	0.25	0.63
Arecaceae	1	0	0	Myristicaceae	0	1	0
Asteraceae	0.22	0	0.78	Myrtaceae	0.14	0.75	0.75
Bignoniaceae	0	1	0	Orchidaceae	0	1	0
Bombacaceae	0	1	0	Passifloraceae	0	1	0
Burseraceae	0.11	0	0.89	Piperaceae	0	1	0
Caesalpinaceae	0	1	0	Poaceae	0.56	0	0.44
Cecropiaceae	0	1	0	Rosaceae	0	1	0
Clusiaceae	0	1	0	Rubiaceae	0	1	0
Combretaceae	0	1	0	Rutaceae	0	1	0
Commelinaceae	0	1	0	Sapindaceae	0	1	0
Costaceae	0	1	0	Sapotaceae	0	1	0
Cyperaceae	0	1	0	Saurauiaceae	0	1	0
Dilleniaceae	0	1	0	Solanaceae	0.11	0	0.89
Dioscoreaceae	0	1	0	Symplocaceae	0	1	0
Fabaceae	0.89	0.11	0	Urticaceae	0	1	0
Flacourtiaceae	0	1	0	Vochysiaceae	0	1	0
Heliconiaceae	0	1	0	Coniferas	0	0	1
Lacistemaceae	0	1	0	Cupressaceae	0	0	1
Lamiaceae	0	1	0	Betulaceae	0	0	1
Leguminosa	0	1	0	Myricaceae	0	0	1

Fuente: Datos experimentales.

Figura 5. Diagrama de análisis de componentes principales (PCA) de las nueve UE de la Ecoregión Lachuá en función de los grupos vegetales.

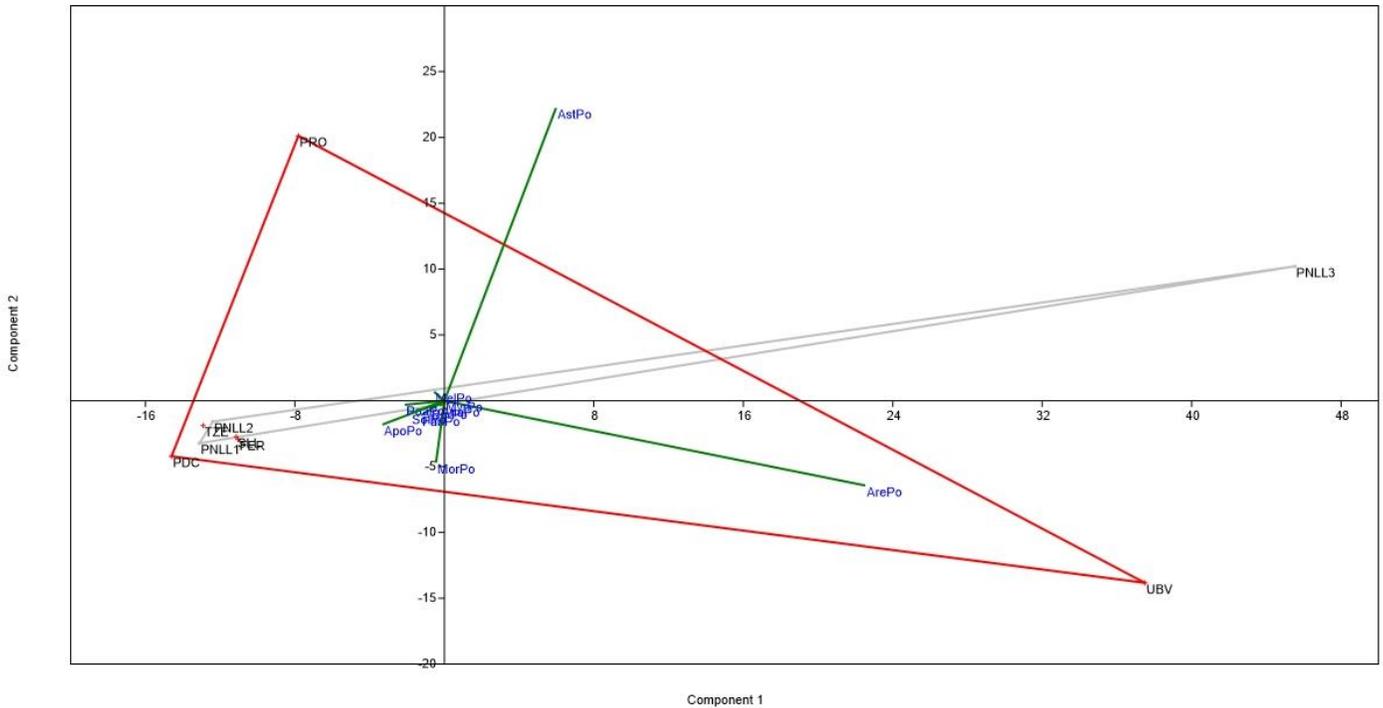


Fuente: datos experimentales.

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) a partir de los datos de los grupos vegetales en las UE (figura 5). Se observó que las UE se distribuyeron espacialmente en dos grupos sobre el componente No. 1, en función de familias vegetales. Las UE PNLL1, PNLL2 y PNLL3 se agrupan en un conjunto que representa a las UE del tratamiento de mayor cobertura boscosa, dentro del Parque Nacional, en función de la familia Arecaceae (*Orbygnia cohune*, *Astrocaryum mexicanum* Liebm. ex Mart, *Bactris mexicana*, *Chamaedorea* sp.). El otro conjunto está formado por las seis UE ubicadas en el tratamiento mosaico. La UE PDC se traslapa con PNLL2, debido a la presencia de la familia Anacardiaceae y Meliaceae. De las familias que determinan la formación del grupo de UE en el mosaico están la familia Fabaceae, Apocynaceae, Moraceae, Poaceae y Myrtaceae.

En contraste al PCA basado en plantas, en donde se observa una separación de UE basada en el porcentaje de cobertura vegetal (los tratamientos), en el PCA realizado en función de los tipos polínicos no se observa una separación clara (figura 6). Se observa una separación contrastante por el tipo polínico Arecaceae en referencia al componente No. 1, en donde PNLL3 y UBV están segregados. Otra UE particular fue PRO que está caracterizada por la alta presencia del tipo polínico Asteraceae, lo que está relacionado con el alto grado de degradación de ese remanente boscoso (alta incidencia de luz, sitios tipo guamil o áreas de cultivo). El resto de UE de ambos tratamientos, se segregaron por los valores relativamente similares de tipos polínicos.

Figura 6. Diagrama de análisis de componentes principales (PCA) para la Ecoregión Lachuá en función de los tipos polínicos y las nueve UE.

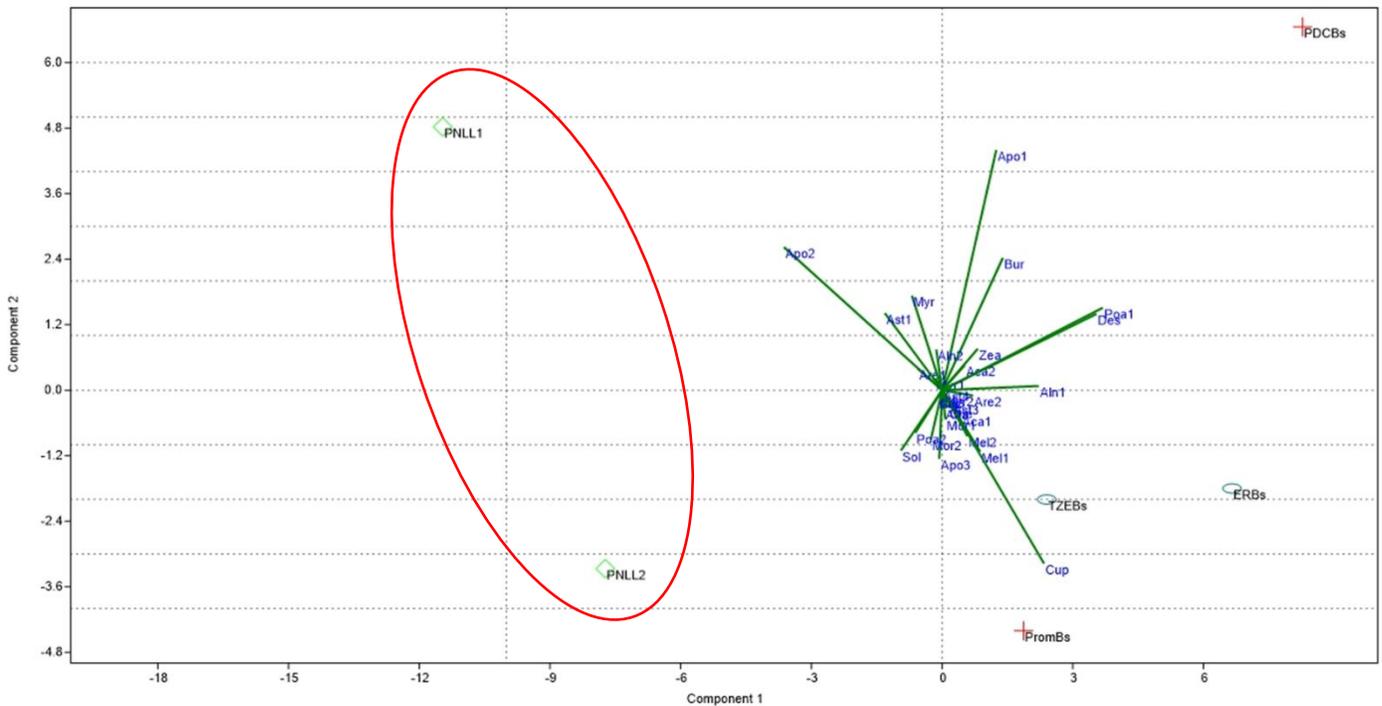


Fuente: datos experimentales.

Al observar que en el PCA de la figura 6 no se apreció una separación entre UE, se realizó un nuevo análisis PCA en donde se excluyeron las UE de PNLL3, UBV, SLL y los tipos polínicos de Pino y Ast2 (Asteraceae). Esta exclusión se realizó debido a que los datos muy elevados de ciertos tipos polínicos (p. e. Pinaceae y Asteraceae) ya que opacaban la sensibilidad requerida para interpretar la señal polínica de

las UE. En la figura 7 se observa la separación de PNLL1 y PNLL2 del resto de las otras UE del tratamiento mosaico. Esta readecuación de la matriz de datos permitió que algunos tipos polínicos que pasaban desapercibidos en la figura 6, se apreciaran en figura 7. Es el mismo caso para los tipos polínicos, ya que Pino y Ast2 poseen señales muy abundantes que restaban relevancia a los otros tipos polínicos, lo que generaba cierto sesgo interpretativo. Con esta exclusión se logra obtener una marcada diferencia entre las UE del PNLL, las cuales tienen los más altos porcentajes de cobertura vegetal y su separación con las UE que corresponden a las áreas ubicadas en el tratamiento de mosaico.

Figura 7. Diagrama del Análisis de Componentes Principales (PCA) en función de los tipos polínicos y las UE. En esta gráfica se excluyeron las UE de PNLL3, UBV y SLL. Se excluyeron los tipos polínicos Pin y Ast2, por ser causantes de interferencia por sus altos conteos obtenidos.

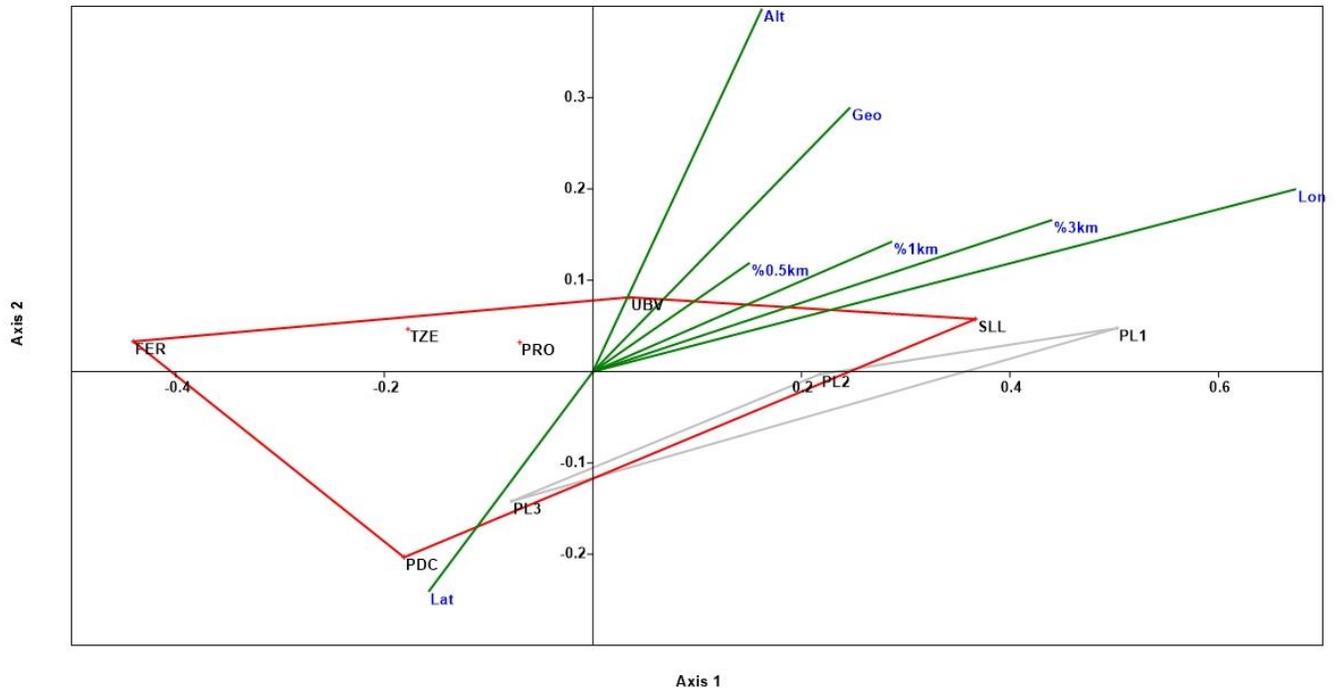


Fuente: datos experimentales.

El análisis de correspondencia canónica (CCA) (gráfica figura 8) indica la relación de las UE en función de las abundancias y similitudes de los tipos polínicos, con altitud, latitud, longitud, geomorfología, y los porcentajes de cobertura vegetal de parcelas circulares de 0.5 km, 1 km y 3 km. Este análisis sugiere que las variables con mayor influencia en el ordenamiento de las UE son los porcentajes de cobertura boscosa de 0.5, 1 y 3 km en orden ascendente. Las UE

asociadas a este ordenamiento son PNLL1, PNLL2, SLL y UBV. La variable de latitud se relaciona de forma opuesta a los porcentajes de cobertura y sugiere una asociación con las UE de PDC y PNLL3.

Figura 8. Diagrama del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) en función de variables espaciales, porcentajes de cobertura y tipos polínicos en las UE de la Ecoregión Lachuá.



Fuente: datos experimentales.

Para cuantificar las asociaciones sugeridas en el CCA, se realizó un análisis de correlación (análisis de Spearman), en donde se estableció que la longitud y las coberturas boscosas están correlacionadas negativamente ($p < 0.05$, $r = -0.76-0.86$). Esta correlación implica que la localización espacial de las UE, en función de longitud (Norte-Sur), sigue un gradiente de cobertura boscosa. Según el análisis CCA las variables topográficas y de vegetación pueden caracterizar las UE y separarlas en dos grupos, las que corresponden a una alta cobertura boscosa del tratamiento del PNLL, y las UE que del tratamiento mosaico. Esta descripción se manifiesta en las tres escalas de paisaje evaluadas (0.5 km, 1 km y 3 km). El caso opuesto se obtuvo con el espectro polínico: no se logró diferenciar entre las UE del PNLL y las UE del área de mosaico. Se detectaron algunas familias vegetales indicadoras como *Arecaceae*, *Fabaceae* y *Apocynaceae*

que poseen un Índice de Davis igual a uno ($A=1$) las cuales se repitieron en las nueve UE no importando las tres escalas de paisaje evaluadas.

7.5 Comparación de registros modernos de polen y núcleo sedimentario L3

Para esta sección se utilizaron datos obtenidos en el análisis palinológico efectuado al núcleo sedimentario L3 obtenido por Avendaño (2012). El núcleo L3 fue extraído de un pantano en las orillas noreste de la Laguna Lachuá en el Parque Nacional Laguna Lachuá, y del cual se obtuvo un registro histórico de aproximadamente 1800 años antes del presente (Avendaño 2012, p. 236-237). En la figura 9 se representa la comparación entre los registros modernos de polen y los registros sedimentarios, los cuales forman tres grandes grupos vegetales: árboles templados, árboles tropicales y herbáceas. En la columna derecha del diagrama se ubican los periodos históricos abarcados, mientras que la sección delimitada por el cuadrante color rojo representa los conteos modernos de polen obtenidos a partir del análisis de colchones de musgo. Los periodos se identificaron a partir de una datación por radiocarbono, y los mismos son: época de la colonia/moderna, y periodos postclásico, clásico y preclásico (en referencia a la ciudad ancestral maya de Salinas Nueve Cerros).

La comparación se realizó utilizando 13 tipos polínicos que se encontraron en común entre los registros modernos y sedimentarios. Tras comparar las proporciones polínicas se identificaron grupos vegetales que se han mantenido constantes, algunos grupos que han surgido en la época moderna y otros que tienen registros más escasos. Del grupo de las plantas templadas se puede observar que los registros polínicos de Coníferas tuvieron valores máximos arriba del 40% en registros modernos y valores menores al 20% en registros sedimentarios. El tipo polínico de la familia Betulaceae en cambio presentó valores máximos arriba del 20% en registros modernos y valores <1% en registros sedimentarios. La familia Myricaceae presentó valores mayores en los registros sedimentarios (mayores al 5%, llegando al 40% como valor máximo), comparados con los obtenidos en los registros modernos (cerca al 5%).

En relación con el grupo de plantas tropicales, las familias Arecaceae, Moraceae y Burseraceae presentaron mayores abundancias en las muestras modernas (~60, 10 y 5%, respectivamente), en relación con los sedimentos. Las familias Anacardiaceae y Fabaceae presentaron registros polínicos muy similares tanto en los registros modernos como en los

registros sedimentarios (~10%). La familia Solanaceae presenta registros polínicos abundantes para los registros modernos y sedimentarios (>20%). Los registros de la familia Myrtaceae fueron más abundantes en los registros sedimentarios (>10%), comparados con los registros escasos o inexistentes en los registros modernos.

En relación con los registros herbáceos, las familias Asteraceae (< 5% en los sedimentos, y >10% en registros modernos) y Poaceae (1-5% en registros sedimentarios, >10% en registros modernos), presentan registros polínicos que se incrementan en los registros modernos, es decir son menores en los registros sedimentarios.

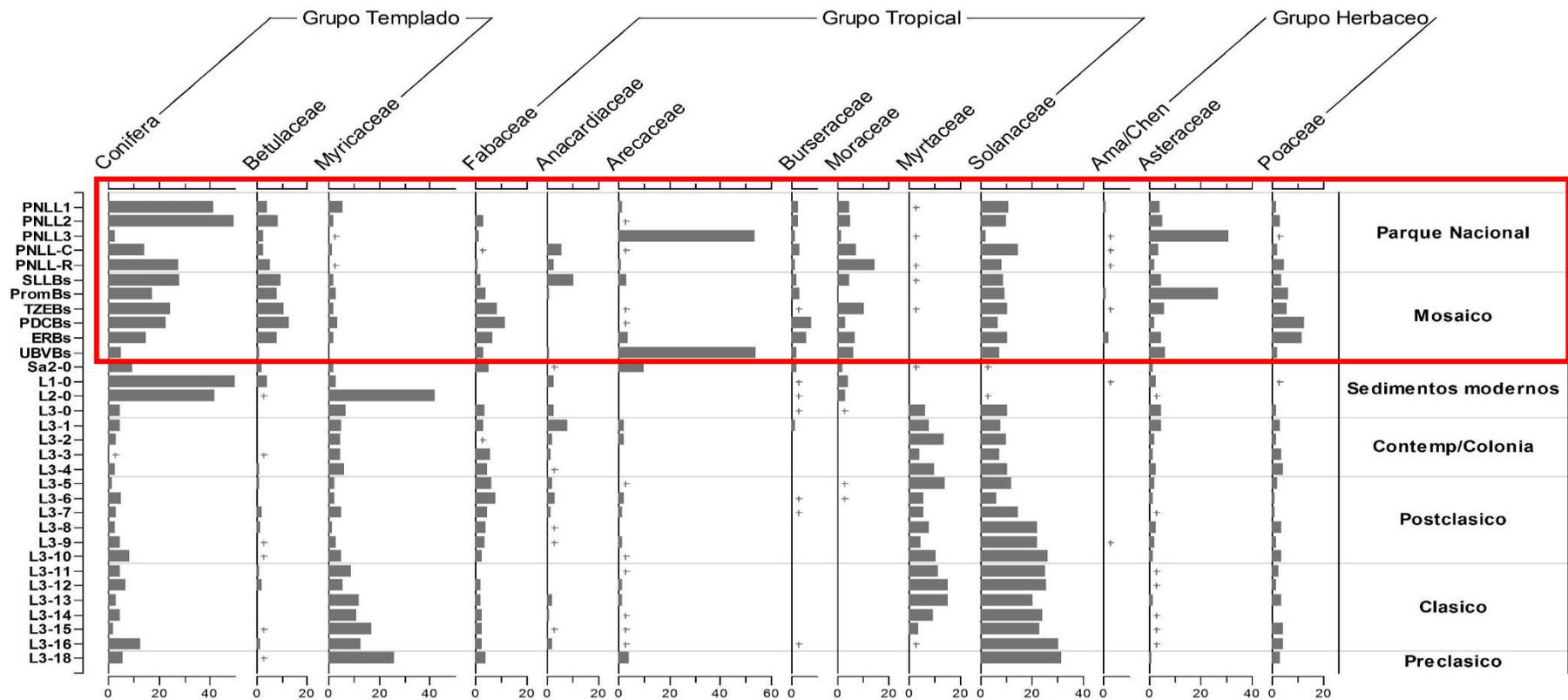


Figura 9. Comparación de lluvia moderna de polen con núcleo L3. En la parte izquierda de la gráfica se encuentran los sitios de muestreo en el siguiente orden de arriba hacia abajo: PNLL1-2-3, Parque Nacional Laguna Lachuá 1-2-3; SLLBs, Bosque de Santa Lucía Lachuá; PromBs, Bosque de Las Promesas; TZEBS, Bosque de Tzetoc; PDCBs, Bosque de Pie de Cerro; ERBs, Bosque de Finca Entre Ríos; UBVBs, Bosque de Unión Buena Vista; L1 a L18 son los niveles obtenidos en el núcleo sedimentario. Las proporciones de granos están representadas por las columnas negras, las proporciones >1% están representadas por las cruces (+). Del lado derecho se divide el diagrama en dos zonas, la zona de bosque compuesto por los sitios del PNLL y la zona de mosaico con los remanentes boscosos distribuidos en la sección norte de la Ecoregión Lachuá). Del lado derecho se ordenaron, de arriba hacia abajo, las temporalidades, desde la fase moderna hasta la fase más antigua (cerca de 1800 años AP).

8. Discusión de resultados

Representatividad del espectro polínico con la composición vegetal

Estudios de vegetación de la Ecoregión Lachuá han reportado que las familias más abundantes son Rubiaceae, Leguminosas (Fabaceae, Mimosaceae y Caesalpiniaceae), y Arecaceae (Monzón 1999, Ávila 2004). Las familias vegetales mejor representadas para este estudio fueron Arecaceae (*Astrocaryum mexicanum*, *Bactris mexicana* y *Chamaedorea* sp.), Araceae (*Anthurium* sp. y *Spatiphyllum blandum*), Piperaceae (*Piper aeroginosibaccum* y *Piper* sp.), y en su mayoría árboles y arbustos de las familias Anacardiaceae (*Spondias mombin*), Annonaceae (*Xylopia frutescens*), Bignoniaceae (*Tabebuia* sp.), Bombacaceae (*Ochroma lagopus*), Caesalpiniaceae (*Dialium guianense*), Fabaceae (*Lonchocarpus* sp. *Schizolobium parahyba*, *Vatairea lundellii*) y Rubiaceae (*Morinda panamensis*, *Psychotria poepigiana*, *Alseis* sp y *Psychotria* sp). Las especies de plantas correspondientes a los hábitats boscosos tienden a persistir y sobrevivir por periodos largos de tiempo, son especies longevas, y son árboles voluminosos adaptados a condiciones de dosel, epífitas y lianas (Garnica, 2005), lo que corresponde al tipo de vegetación que domina en las áreas boscosas de Lachuá, y que se encontraron en común con el estudio de Ávila (2004). Entre las especies vegetales de sotobosque que se localizaron durante el muestreo se pueden mencionar a representantes de las familias Piperaceae, Arecaceae, Poaceae, Asteraceae y Araceae, las cuales dependen de las variables micro-climáticas que les proporciona la vegetación del dosel arbóreo (Guinea 2004; Kolb & Diekmann 2004, p. 200-202, Islebe & Leyden 2006, p. 16-18).

Existen especies vegetales que se ven beneficiadas con el incremento de la incidencia de luz en los parches de vegetación (Ávila 2004, Garnica 2005). La incidencia de luz es una de las variables que afectan en gran medida la distribución de la vegetación, ya que las plantas que están confinadas a la sombra del dosel se convierten en especies muy vulnerables ante perturbaciones de apertura de este (). Las familias Poaceae y Asteraceae son características de áreas de baja cobertura boscosa y áreas perturbadas, ya que están representadas por especies generalistas que tienen mayor oportunidad de crecimiento en ambientes con alta incidencia de luz solar. Dichas condiciones corresponden a los sitios

ubicados en el tratamiento de mosaico. Así mismo, algunos representantes de estas familias crecen especialmente en sitios sombreados, tipo sotobosque, que es el tipo de hábitat que se crea en las UE del PNLL, lo que explica la presencia de ambas familias en los dos contextos de paisaje (Ávila 2004, Guinea 2004, YiYin, LiPing & HaiTing 2008, p. 1282-1284). De la familia Poaceae se colectaron especímenes de los géneros *Lasiacis* sp, *Olyra latifolia*, *Paspalum* sp. y *Panicum* sp. ubicándolas en las UE del PNLL, donde la perturbación es baja; y las de TZE, UBV y PRO del tratamiento de mosaico donde las condiciones de perturbación son altas. Ambas familias tienen representantes que pueden estar en sitios de alta perturbación y poseen también representantes que se localizan en áreas de sotobosque con baja perturbación.

Al esperar una relación estrecha entre la vegetación y el polen que ésta produce (D'Antoni y Markgraf, 1977, p. 52-54; D'Antoni, 1983, 1990, 1991; Burry y Trivi, 2001, p. 420-422); es posible conocer la distribución de la vegetación por medio de la dispersión y deposición del polen. En este estudio los resultados obtenidos mostraron la presencia de posibles indicadores para la relación entre el polen producido y la composición vegetal circundante. La correspondencia de polen y vegetación utilizando el Índice de Davis evidenció que para la familia Arecaceae ($A = 1$), se encuentra una alta representatividad entre el registro vegetal y el registro polínico. Para esta familia, por ejemplo, se obtuvo abundante presencia de la especie *Orbygna cohune* que se asocia a las áreas perturbadas, ya que estas palmas son frecuentes en sitios como cultivos y potreros porque actúan como generadores de sombra (Ávila 2006), aunque también se registró la presencia de otros representantes de la familia como *Astrocaryum* sp, *Bactris* sp y *Chamaedorea* sp.

La familia Apocynaceae ($A = 0.67$) es típica de vegetación arbórea de selvas bajas, y los registros polínicos de esta familia fueron muy abundantes en las muestras. Las familias Fabaceae ($A = 0.89$) y Poaceae ($A = 0.56$) también presentan registros polínicos que generaron un Índice de Davis alto ($A = 0.56$), por lo que se considera un buen indicador dentro de los registros modernos de lluvia de polen. Dentro de la familia Poaceae se ubica el maíz (*Zea mays*), y también muchas plantas herbáceas que están muy relacionadas a las áreas perturbadas y son comúnmente denominadas malezas (Burry, L., Trivi, M., Palacio,

P., Lombardo, M. 2001). En los registros polínicos se contabilizaron granos de polen del género *Zea* sp. en muy bajas proporciones. La familia Asteraceae ($A=0.22$) posee también una relación muy cercana entre el tipo polínico y la vegetación local. Estas familias pueden ser utilizadas como buenos indicadores de la relación entre la lluvia de polen y la vegetación local por la representatividad obtenida entre el registro vegetal y polínico (Bhattacharya, T., Beach, T. and Wahl, D. 2011; Burry, L., Trivi, M., Palacio, P., Lombardo, M. 2001).

Es importante resaltar que para las familias Betulaceae, Cupressaceae y Pinaceae (*Pinus* sp.), los granos polínicos estuvieron sobre-representados en las muestras ($O=1$) de los dos tratamientos, mientras que no se obtuvieron registros vegetales. Estas familias pertenecen al grupo de árboles de tierras altas, y se caracterizan por presentar síndromes de dispersión anemofilia (por viento), lo cual les provee una gran capacidad de dispersión (Sáenz, 1978; Domínguez-Vásquez, *et al*, 2004, p. 110-112). La sobre-representación de estos grupos polínicos que no se reportan en la vegetación actual puede ser explicada por la dispersión a larga distancia, lo que indica una señal polínica regional (Bush & Rivera 2001, p. 360-361; Chengyu, Bush & Silman 2004, p. 120-122). Otras familias con valores altos de sobrerepresentación fueron Asteraceae ($O = 0.78$), Burseraceae ($O = 0.89$), Moraceae ($O = 0.63$), Myrtaceae ($O = 0.75$) y Solanaceae ($O = 0.89$). Estos casos se pueden relacionar a la calidad de preservación que caracteriza a ciertas especies y a su tipo de dispersión. Algunos tipos de granos polínicos tienen una preservación diferencial, siendo unos más propensos a la destrucción por efectos de oxidación o daños mecánicos. Las plantas que presentan un síndrome de dispersión por medio de insectos u otros animales poseen una baja preservación y son más susceptibles al daño provocado por el medio donde se depositan (suelo, musgo u otro) (Hall, 1981, p. 201-202; Wilmshurts & McGlone, 2006, p. 11-13).

La metodología empleada para la colecta de vegetación en estudios ecológicos, combinados con estudios palinológicos, se basa en la toma de una muestra de plantas y de un sustrato de preservación de granos de polen, en un punto específico de muestreo. Para lograr contrastar la hipótesis de investigación, se esperaba encontrar una correspondencia

entre las plantas colectadas y los granos de polen preservados, pero como ya se presentó arriba, no siempre es el caso. Estos resultados fortalecen la observación en referencia a la limitante metodológica, ya que, espacialmente deberían ser más extensas las colectas de plantas, y a la misma vez más detalladas en cuanto a heterogeneidad micro-espacial (tanto vertical como horizontal) para lograr una mejor representatividad de la vegetación de un área de estudio. Los resultados del presente estudio coinciden con algunos estudios de lluvia moderna de polen, los cuales reportan que las especies con dispersión anemófila suelen estar sobrerrepresentadas, mientras que las especies de dispersión entomófila están sub-representadas (Markgraf 1980, p. 140-142; Islebe 1999, p. 1091-1093).

En contraste, algunas familias vegetales como Acanthaceae, Rubiaceae y Sapotaceae (Cuadro 4), presentaron valores de sub-representación iguales a uno ($U=1$), lo que equivale a la presencia de la planta, pero no de granos de polen. La nula o baja cantidad relativa de granos y de la representatividad de especies vegetales, que forman gran parte del dosel del bosque, se debe a que la mayoría de las familias de los bosques tropicales representan grupos con polinización por animales (abejas, mariposas, otros insectos y vertebrados pequeños) (van Dulmen 2001, p. 79-81, Bush 1995, p. 603). Estas especies se caracterizan por una baja producción de polen y una limitada capacidad de dispersión (Islebe & Hooghiemstra 1999, p. 1090; Avendaño, 2012), lo cual las hace buenas representantes de la vegetación local (Domínguez-Vásquez *et al.*, 2004, p. 111-113). En este caso, para estudios de lluvia polínica en los trópicos, se ha recomendado enfocar las interpretaciones y la selección de especies indicadoras que posean la representatividad (Índice de Davis cercano a 1), ya que evaluar la gama completa de especies de un bosque tropical puede guiar a interpretaciones erróneas (Bush 1995, p. 601-603, Bush y Rivera 1998, p. 363).

La dificultad con las especies que son polinizadas por animales radica en que los granos de polen son producidos en menor cantidad y son más frágiles (McGlone & Meurk, 2000, p. 192-193). Esto se evidenció con el Índice de Davis, ya que 29 familias vegetales reportadas, no fueron localizadas en los registros de polen en las muestras de musgo. Algunas leguminosas estuvieron bien representadas en los registros vegetales, pero los granos de polen de estas especies, en su mayoría, están dispuestos en agrupaciones

(poliadas) y esta condición disminuye la dispersión del grano, por lo que estas especies tienden a ser sub-estimadas en la lluvia polínica (McGlone & Meurk, 2000, p. 191; Bush, 1995, p. 601).

Representatividad polínica: aspectos a considerar.

La representación de las familias vegetales en los registros contemporáneos (colchones de musgo), está determinada por la abundancia de los registros de sus correspondientes tipos polínicos. La forma en que el polen es transportado, el número de granos que es producido por cada especie, el tamaño y fragilidad del grano, son factores que influyen en la abundancia de granos que se contabilizan (Avenidaño 2012, Bush, 1995, p. 606, Faegri and Iversen 1989). Se ha considerado que la calidad, la configuración y la continuidad de la cobertura afectan la composición de la vegetación (Kolb & Diekmann, 2004, p. 201-203), y por lo tanto también el espectro polínico.

La fragmentación implica la aparición de discontinuidades en los hábitats, ya que, lo que era originalmente una superficie continua de vegetación, se transforma en un conjunto de fragmentos desconectados y aislados entre sí (Raper, D., & Zander, H. 2009; Méndez, C., Dávila, V., Garnica, R., López, J., & Quezada, M. 2008). Se observa claramente en este estudio que la pérdida de la cobertura boscosa está relacionada con un aumento en la fragmentación del hábitat original en varios fragmentos, y la conectividad del hábitat original disminuye. En este caso se determinó que en las tres escalas de 0.5 km, 1 km y 3 km, los sitios con mayor cobertura boscosa fueron los ubicados dentro del PNLL ya que poseen porcentajes que variaron de 100% máximo y 69% como valores mínimos y el número de fragmentos fue uno o dos en las escalas de paisaje de 0.5 km y 1 km, en comparación con los sitios ubicados fuera del Parque. De forma contrastante se observó en la escala de 3 km, que para las UE del PNLL, el número de fragmentos aumento hasta 26, que en términos relativos fue menor que el número de fragmentos del tratamiento de mosaico. Este contraste de coberturas vegetales con relación a las UE del PNLL y las UE del mosaico, exponen dos paisajes que se pretenden reflejar en el espectro polínico, alto porcentaje de cobertura vegetal y áreas donde el porcentaje de cobertura es bajo, lo que crea

un paisaje de mosaico fragmentado. En este caso los tipos polínicos representados en el diagrama polínico reflejaron una diferencia entre las UE dentro del PNLL y las UE ubicadas en el mosaico. Las condiciones de preservación y la influencia que tienen la perturbación de la vegetación y el suelo por las actividades humanas se reflejan en el espectro polínico de cada sitio.

Diferentes métodos han sido estudiados para evaluar los ensambles de palinomorfos en relación con la vegetación contemporánea (Islebe & Hooghiemstra, 1999, p. 1091-1093; Räsänen, Hicks & Odgaard, 2004, p. 104-105; Wilmshurst & McGlone, 2005, p. 5), sin embargo, existen pocos estudios en Mesoamérica que evalúen de manera cuantitativa dichos métodos. Para llegar a realizar la diferenciación de la lluvia de polen, la evaluación podría abarcar temporalidades de uno hasta diez años de muestreos constantes (Bush 1995, p. 606, Bush y Rivera, 2001, p. 365), ya que así sería posible registrar con mayor detalle variables climáticas, topográficas y biológicas que determinan la dispersión y deposición del polen.

Los estudios de calibración deben incluir la geomorfología como una variable importante, ya que aunque las regiones sean aparentemente homogéneas, como la Ecoregión Lachuá, la misma presenta una alta heterogeneidad geocológica (Avendaño y otros 2007). Por ejemplo, entre las Localidades Paisajísticas definidas para la Ecoregión Lachuá, existen las Llanuras estructuro-erosivas acumulativas planas, que se caracterizan por el predominio de procesos erosivos, producto de la alta precipitación y procesos acumulativos (en la terraza del río Chixoy), que genera modificaciones y variaciones en el tipo de suelo. Esto está directamente asociado a la vegetación que caracteriza a los sitios, y por lo tanto, en un estudio futuro se podría contrastar la relación entre la geocología y el espectro polínico. Otro ejemplo podría ser analizar la relación de áreas dominadas por vegetación cultural, con la topografía, tipo de suelo (geomorfología) y asentamientos humanos, con las variaciones en la lluvia polínica en un gradiente espacio-temporal (Avendaño 2012). La delimitación del paisaje físico-geográfico a distintas escalas (macroescala, mesoescala, paisaje, hábitat y microescala), permite caracterizar el territorio

con base a su origen y características del relieve, lo que a su vez permite incluir procesos que no son fácilmente medibles (Kolb & Diekmann, 2004).

En los bosques de tierras bajas, la diversidad vegetal es tan amplia, que la cuantificación de la lluvia moderna puede llegar a casos de sobre-estimación y sub-estimación de tipos polínicos (Méndez y otros 2008, Cajas 2009, Ávila 2004, Bush 1995, p. 601, Bush y Rivera, 2001, p. 363). Por ello, el enfoque se debe establecer en especies que tengan alta correlación vegetación-polen (Índices de Davis cercanos o iguales a 1). Hacer inferencias sobre la representatividad paisajística, local o regional, mediante las interpretaciones de la lluvia moderna de polen es prematuro, ya que hace falta incrementar el conocimiento de la biología de la dispersión de las especies vegetales, y determinar las distancias de dispersión que alcanzan las especies (Bush y Rivera, 2001, p. 361).

Comparación de datos de calibración con base de datos de calibración y paleoecológica existente para Lachuá.

La comparación realizada entre los registros modernos y los registros sedimentarios obtenidos con el núcleo L3 extraído del oeste de la Laguna Lachuá, muestra que los registros modernos obtenidos del núcleo son parcialmente parecidos a los registros obtenidos con los colchones de musgo de este trabajo. Su contraste con los registros sedimentarios de tiempos antiguos expone un gradiente de uso de suelo que coincide con los datos obtenidos por Avendaño (2012), donde los registros polínicos corresponden a especies arbóreas y arbustivas de especies comestibles, ceremoniales, medicinales, entre otros usos.

La familia Myricaceae representa primordialmente vegetación de elevaciones mayores a las registradas en la Ecoregión Lachuá, pero dentro del PNLL se localiza un área aislada de árboles maduros de esta especie, por lo que ésta puede ser su procedencia. Además, otros análisis polínicos han localizado registros en sedimentos y muestras modernas, no habiéndose tomado registros vegetales (Avendaño 2012). Por aparte, se contrasta la presencia de tipos polínicos de Solanaceae y Melastomataceae, siendo que estas familias se asocian a las áreas con un gradiente de perturbación (Castañeda 2008; Ávila 2004). La

familia Solanaceae posee representantes que se ven favorecidos en lugares donde la incidencia de luz es alta y por lo tanto la humedad es baja, mientras que Melastomataceae está asociada a sitios donde la cobertura vegetal está más densa (Ávila, 2004; Avendaño, 2005; Barbosa, Velásquez & Mayorga-Saucedo, 2006, p. 603). El haber localizado a estas dos familias en la lluvia moderna de polen, y haber sido registradas en los sedimentos, nos indica que este las UE donde se encuentra la familia es un punto de transición de vegetación, que puede ser asociado a vegetación secundaria y áreas de cultivo o con algún grado de manejo agrícola como lo es actualmente.

Estas diferencias pueden derivarse de los distintos orígenes de los registros polínicos, y de la preservación diferencial en colchones de musgo. La variación de los conteos de polen de la familia Myricaceae puede deberse a otro fenómeno, no tanto a la preservación de polen. Actualmente se tienen el registro de una porción grande, a orillas de la laguna Lachuá, de árboles maduros pertenecientes a esta familia. Puede ser que antiguamente se le daba algún tipo de manejo forestal y las poblaciones abarcaban una mayor extensión lo que quedó reflejado en los registros polínicos sedimentarios, los cuales fueron mucho mayores a los registros modernos (Avendaño 2012).

Los granos de polen de especies como conífera (*Pinus* y Cupressaceae) presentaron cantidades altas, comparadas con las especies de regiones tropicales. Este fenómeno se contrasta con el Índice de Davis, el cual fue estimado como sobrerrepresentatividad, ya que de estas especies no fue colectada una muestra vegetal. En este caso el síndrome de dispersión anemófilo explica los depósitos de polen en estos lugares ya que pueden ser resultado de poblaciones vegetales de tierras altas y con la gran capacidad de dispersión pueden aparecer a cientos de kilómetros de distancia de la planta originaria (Avendaño 2012).

Por otro lado, este gradiente vegetal que se manifiesta con los registros palinológicos modernos se contrasta con los registros polínicos fósiles que coinciden con la época preclásica, clásica y post clásica de ocupación de la ciudad maya localizada cerca del PNLL denominada Salinas Nueve Cerros (Woodfill, Monterroso, Valle, Castillo & Tox, 2011). En

este caso existe una relación directa entre la sedimentación vertical progresiva a lo largo de una escala espacio-temporal, lo que a su vez, está relacionado con las condiciones ambientales que facilitaron la sedimentación y preservación. Por lo tanto, solo puede ser sobrepuesta la interpretación de la sedimentación con el área próxima, ya que las condiciones son específicas, esto es expuesto por la Ley de Walther, que explica el proceso y la relación de la sedimentación y el área donde se lleva a cabo (López, 2015).

El uso de la reconstrucción como herramienta en el conocimiento de sucesos pasados, es fundamental para comprender los procesos que se están dando actualmente y las repercusiones que puede generar esto en el futuro. La reconstrucción se logra utilizando indicadores biológicos fósiles, los que deben ser comparados con sus semejantes actuales y con el comportamiento de estas especies ante las presiones climatológicas y ambientales presentes (Bhattacharya, Beach & Wahl, 2011, p. 111; Bush, 1995, p. 595; Gosling, Mayle, Tate & Killeen, 2009, p. 71-73). En este caso al comparar indicadores vegetales, fósiles y contemporáneos, es imprescindible comprender la influencia que tienen las variables climáticas y geográficas (e.g. altitudinales), el grado de perturbación humana, y el origen geomorfológico, ya que, la interpretación de los indicadores debe ser la más certera y cercana a la realidad.

9. Conclusiones

- Las familias vegetales *Arecaceae* ($A = 1$) *Apocynaceae* ($A = 0.67$), *Fabaceae* ($A = 0.89$) y *Poaceae* ($A = 0.56$) pueden ser utilizadas como buenos indicadores de la relación polen producido y la vegetación del área en una escala de paisaje local.
- El estudio de la vegetación de un área proporciona información climática de manera indirecta, ya que puede responder tanto fisiológicamente como a nivel de composición, lo que facilita la caracterización de un paisaje.
- La composición de polen refleja cambios en el tipo de paisaje a escala local; y cambios en el gradiente de cambio de cobertura vegetal entre áreas con mayor cobertura boscosa, y áreas en donde los remanentes boscosos se encuentran más aislados y poseen porcentajes de cobertura vegetal bajos.
- La lluvia moderna de polen no es capaz de reflejar todos los cambios en la composición vegetal en el paisaje por la falta de certeza taxonómica de los granos de polen. A escala local es posible diferenciar áreas con cobertura boscosa y áreas perturbadas, lo cual está directamente relacionado con los síndromes de dispersión de los indicadores polínicos y las barreras que limitan la misma.
- La comparación realizada entre los registros modernos y los registros sedimentarios obtenidos con el núcleo L3, extraído del extremo oeste de la Laguna Lachuá, muestra que los registros modernos obtenidos del núcleo son muy parecidos a los registros obtenidos con los colchones de musgo de este trabajo, reforzando la reconstrucción de 1,800 años AP realizada para el área.

10. Recomendaciones

- Se recomienda la implementación de estudios de calibración y paleoecológicos enfocados en la utilización de múltiples indicadores. En este caso la implementación de varios organismos indicadores de variables ambientales genera una mejor perspectiva e información más concreta.
- Para estudios donde se requiera adquirir registros de lluvia moderna de polen, se recomienda la implementación de trampas artificiales de polen, y otros palinomorfos que pueden utilizarse, para poder minimizar el error que genera la ausencia de colchones de musgo y la utilización de suelo como trampa natural, ya que los grados de preservación de los granos varía negativamente entre ambos sustratos.
- Se recomienda realizar estudios que abarquen mayores temporalidades y estratos vegetales, comparar el dosel con el sotobosque. Ello permitirá documentar más información sobre la diversidad, ecología, taxonomía y tafonomía del polen para obtener un análisis más detallado de la relación entre la composición de estos indicadores polínicos y los cambios en el paisaje.

11. Referencias

Avendaño, C. (2012) Natural and cultural landscape evolution during the Late Holocene in North Central Guatemalan Lowlands and Highlands. Tesis de doctorado. Universidad de Toronto. Canadá.

Avendaño, C. (2008). Transportation and sedimentation of pollen: what is the record from rivers and lakes saying? Canadá: Universidad de Toronto.

Avendaño, C., Avendaño, C., Carías, A., García, M., Cajas, M., De León, K., y otros. (2005). Dinámica del uso de la tierra y conservación de los Recursos Naturales de la Ecoregión Lachúa. Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología, Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala.

Ávila, R. (2004). Estudio base para el programa de monitoreo de la vegetación en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Ávila, R. (2006). Análisis de la lluvia de polen y su relación con la vegetación actual: estudio preliminar para la reconstrucción del paisaje local en la Reserva de Bosque Nuboso Chelemhá, Alta Verapaz, Guatemala. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Herbario del Centro de Estudios Conservacionistas. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Barbosa, L., Velásquez, A., Mayorga-Saucedo, R. (2006). Solanaceae composition, pollination and seed dispersal syndromes in Mexican Mountain Cloud Forest. *Acta Botánica Brasileña* 20 (3): 599-613.

Barrientos, M. (2006). Atlas palinológico de las especies más abundantes de la sucesión vegetal en la Zona de Influencia de la Ecoregión Lachuá. Tesis de Licenciada en Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala.

Bhattacharya, T., Beach, T. and Wahl, D. (2011). An analysis of modern pollen rain from the Maya lowlands of Northern Belize. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 164, 109-120.

- Burry, L., Trivi, M., Palacio, P., Lombardo, M. (2001). Relaciones polen-vegetación de algunos taxa de la estepa patagónica, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 74, 419-427.
- Bush, M. (1995). Neotropical Plant Reproductive Strategies and Fossil Pollen Representation. *American Naturalist* 145, 594-609.
- Bush, M. & Rivera, R. (2001). Reproductive ecology and pollen representation among neotropical trees. *Global Ecology and Biogeography* 10, 359-367.
- Cajas, M. (2009). Análisis de la heterogeneidad geocológica y la diversidad biológica en el Parque Nacional Laguna Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Castañeda, C. (1997). Estudio Florístico del Parque Nacional Laguna Lachúa, Alta Verapaz, Guatemala. Tesis Ingeniero Agrónomo. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Castañeda, C. (2008). Diversidad de ecosistemas en Guatemala. En CONAP, Guatemala y su biodiversidad: Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico (pag. 181-229). Guatemala: Consejo Nacional de Áreas Protegidas, Oficina Técnica de Biodiversidad.
- Chengyu, W., Bush, M. & Silman, M. (2004). Analysis of modern pollen rain on an elevational gradient. *Journal of Tropical Ecology*, 20 (2004): 113-124.
- Cipriotti, P., Aguiar, M. (2005). Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science*, 16 (1): 57-66.
- CONAP. (2003). Plan Maestro, Parque Nacional Laguna Lachúa. Guatemala: INAB-UICN y Embajada Real de los Países Bajos.

Correa-Metrio, A., Bush, M., Cabrera, K., Sully, S., Brenner, M., Hodell, D., Escobar, J., Guilderson, T. (2012). Rapid climate change and no-analog vegetation in lowland Central America during the last 86,000 years. *Quaternary Science Reviews* (2012) 1-13.

Crutzen, P. (2002). Geology of Mankind. *Nature* v. 415 (2002) 23.

D'Antoni, H. (1983). *Palinología Estructural*. V Simposio de Paleobotánica y Palinología, La Plata. P. 29.

D'Antoni, H. (1990). La importancia del análisis de polen en la reconstrucción del clima y la vegetación del pasado. Monografía 5. Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Buenos Aires. P. 106-113.

D'Antoni, H. (1991). Modern pollen dispersal in southern Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 11: 209-227.

D'Antoni, H. y Markgraf, V. (1977). Dispersión del polen actual en relación con la vegetación. III Coloquio de Paleobotánica y Palinología 86, 53-74.

Delcourt, H., & Delcourt, P. (1988). Quaternary Landscape Ecology: Relevant scales in space and time. *Landscape Ecology* 2(1) , 23-44.

Demarest, A. (2005). *Ancient Maya: The Rise and fall of a Rainforest Civilization (Case Studies in Early Societies)*. Cambridge University Press.

Diamond, J. (2005). *Collapse: how societies choose to fail or succeed*. Por Anderson, E. *Journal of Ethnobiology* 25(1): 143-145.

Dillon, B. (1977). *Salinas de los Nueve Cerros, Alta Verapaz, Guatemala. Preliminary Archaeological Investigations*. Ballena Press Studies in Mesoamerican art, archaeology and ethnohistory, 2. Ballenas Press, Socorro, New Mexico.

Dillon, B. (1979). *The Archaeological ceramics of Salinas de los Nueve Cerros, Alta Verapaz, Guatemala*. University of California, Berkeley.

Domínguez-Vásquez, G., Islebe, G., & Villanueva-Gutiérrez, R. (2004). Modern pollen deposition in Lacandon forest, Chiapas, México. *Review of Palaeobotany and Palynology* 131, 105-116.

Dunning, N., Beach, T. & Rue, D. (1997). The paleoecology and ancient settlement of the Petexbatún region, Guatemala. *Ancient Mesoamerica*, 8(2): 255-266.

Ellis, E., & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology* 6(8), 439-447.

Faegri, K. & Iversen, J. (1964). *Textbook of pollen analysis*. 2da Edición. Hafner Publishing. Estados Unidos. Pp 237.

Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol. 34 (2003), pp. 487-515.

Fedick, S. (2010). The Maya Forest: Destroyed or cultivated by the ancient Maya? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 953-954.

Felix, J., Rodrigues, T., Santos, L., Figueiredo, M., da Silva, D., Alves, R., Giannini, T., Carreira, L., Dias, A., da Silva, E., Sahoo, P., da Silva, M., Souza-Filho, P. 2017. Modern pollen rain as a background for palaeoenvironmental studies in the Serra dos Carajás, southeastern Amazonia. *The Holocene*, Vol 27(8) pp. 1055 – 1066.

Flantua, S., Hooghiemstra, H., Grimm, E., Behling, H., Bush, M., González-Arango, C., Gosling, W., Ledru, M., Lozano-García, S., Maldonado, A., Prieto, A., Rull, V., Van Boxel, J. (2015) Updated site compilation of the Latin American Pollen Database. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 223: 104-115.

Ford, A. (2008). Dominant plants of the Maya forest and gardens of El Pilar: Implications for paleoenvironmental reconstructions. *Journal of Ethnobiology*, 28, 179-199.

Ford, A. & Nigh, R. (2009). Origins of the Maya forest garden: Maya resource management. *Journal of Ethnobiology*, 29, 213-236.

García, D. (2006). La escala y su importancia en el análisis espacial. *Ecosistemas* 15(3) , 7-18.

García, J. (2007). Diversidad de hormigas (Hymenóptera: Formicidae) del Parque Nacional Laguna Lachúa y sus alrededores, Cobán, Alta Verapaz. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Garnica, R. (2005). Distribución de epífitas en clases vegetales definidas por el uso local de la tierra en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa. Informe final de investigación del Programa de Experiencias con la comunidad -EDC-, Escuela de Biología, Universidad de San Carlos de Guatemala.

González, A. (2004). Caracterización etnobiológica de las actividades agrícolas fundamentales (maíz y cardamomo) y cinegética en tres comunidades Q'eqchi'és del Area de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Gosling, W., Mayle, F., Tate, N., Killeen, T. (2009) Differentiation between Neotropical rainforest, dry forest, and savannah ecosystems by their modern pollen spectra and implications for the fossil pollen record. *Review of Palaeobotany and Palynology* 153 (2009) 70-85.

Granados, P. (2001). Ictiofauna de la Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. Tesis de Licenciatura en Biología. Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Grinn-Gofrón, A., Papiejko, P. (2009). Occurrence of *Cladosporium* spp. And *Alternaria* spp. Spores in Western, Northern and Central-Eastern Poland in 2004-2006 and relation to some meteorological factors. *Atmospheric Research* 93, 747-758.

Guinea, H. (2004). Caracterización del potencial de uso maderable y no maderable del bosque secundario de la zona de adyacencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz y lineamientos generales de manejo forestal. Tesis de Ingeniero Agrónomo en Recursos Naturales Renovables. Facultad de Agronomía. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Hall, S. 1981. Deteriorated pollen grains and the interpretation of Quaternary pollen diagrams. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 32: 193-206.

Hammer, Ø., Harper, D., y P. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

Hesse, M., Halbritter, H., Zetter, R., Weber, M., Buchner, R., Frosch-Radivo, A., Ulrich, S. (2009) *Pollen Terminology, an illustrated handbook*. Springer Wien New York. Pp. 266.

Horn, S., & Kennedy, L. (2001). Pollen evidence of maize cultivation 2700 b.p. at La Selva Biological Station, Costa Rica. *Biotropica* 33(1) , 191-196.

Islebe, G., Hooghiemstra, H., Brenner, M., Curtis, J. & Hodell, D. (1996). A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *The Holocene* 6, 3 (1996) pp. 265-271.

Islebe, G., & Hooghiemstra, H. (1999). Recent pollen spectra of highland Guatemala. *Journal of Biogeography* 22(6), 1091-1099.

Islebe, G., Villanueva, R., y Sánchez, O. (2001). Relación Lluvia de polen-vegetación en selvas de Quintana Roo. *Boletín de las Sociedad Botánica de México* 69, 31-38.

Islebe, G. & Leyden, B. (2006). La Vegetación de Guatemala durante el Pleistoceno terminal y Holoceno. *Biodiversidad de Guatemala* (ed. por E. Cano), pp. 15-23. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala.

Juggins, S. (2003). *C2 User's Guide*. Software for ecological and paleoecological data analysis and visualization. Newcastle upon Tyne, UK, University of Newcastle. pp 73.

Keller, G. & Yahner, R. (2007). Seasonal forest-patch use by birds in fragmented landscapes of south-central Pennsylvania. *The Wilson Journal of Ornithology* 119 (3): 410-418.

Kolb, A., & Diekmann, M. (2004). Effects of environment, habitat configuration and forest continuity on the distribution of forest plant species. *Journal of Vegetation Science* 15 , 199-208.

Lacey, M. & West, J. (2006). *The Air Spora. A manual for catching and identifying airborne biological particles.* Springes Editorial. Netherlands. Pp 163.

López-Barrera, F. (2004). Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas* 13 (1) , 67-77.

López, R. (2009). Distribución de Macrohongos (Agaricomycetes) en remanentes de bosque de la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Markgraf, V. (1980). Pollen Dispersal in a Mountain Area. *Grana*. 19. 127-146.

Mateo, J. (2002). *Geografía de los Paisajes.* Facultad de Geografía. Universidad de la Habana. Ministerio de Educación Superior. La Habana, Cuba.

McAndrews J., Turton C. (2007) Canada geese dispersed cultigen pollen grains from prehistoric Iroquoian fields to Crawford Lake, Ontario, Canada. *Palynology* 31:9–18.

McGlone, M., & Meurk, C. (2000). Modern pollen rain, subantarctic Campbell Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 24(2) , 181-194.

Méndez, C., Dávila, V., Garnica, R., López, J., & Quezada, M. (2008). Análisis espacial de la dinámica vegetal para el monitoreo de la vegetación en la Ecoregión Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. Universidad de San Carlos de Guatemala. Dirección General de Investigación. Programa de Investigación y Monitoreo de la Ecoregión Lachúa.

Minckley, T., Bartlein, P., Whitlock, C., Shuman, B., Williams, J., & Davis, O. (2008). Associations among modern pollen, vegetation, and climate in western North America. *Quaternary Science Reviews*, 27(21-22), 1962-1991.

Monzón, R. (1999). Estudio general de los recursos agua, suelo y uso de la tierra en el Parque Nacional Laguna Lachuá y su zona de influencia, Cobán, Alta Verapaz. Tesis de Ingeniero Agrónomo. Facultad de Agronomía. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.

Quezada, M. (2005). Análisis de la diversidad y distribución de Macrohongos (Órdenes Agaricales y Aphyloporales) en relación con los paisajes antropogénicos en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

Quiñones, J. (1992). Descripción ilustrada de polen de árboles y arbustos de un bosque subtropical muy húmedo de Escuintla, Guatemala, con una clave dicotómica para las especies. Tesis de Biología. Universidad del Valle de Guatemala. Guatemala.

Raper, D., & Zander, H. (2009). An Untapped Resource for Teaching Environmental Change. *International Journal of Environmental & Science Education* 4(4) , 441-447.

Räsänen, S., Hicks, S., & Odgaard, B. (2004). Pollen deposition in mosses and in a modified 'Tauber trap' from Hailuoto, Finland: What exactly do the mosses record? *Review of Palaeobotany and Palynology* 129: 103–116.

Ross, N.J. (2011). Modern tree species composition reflects ancient Maya "forest gardens" in Northwest Belize. *Ecological Applications*, 21, 75-84.

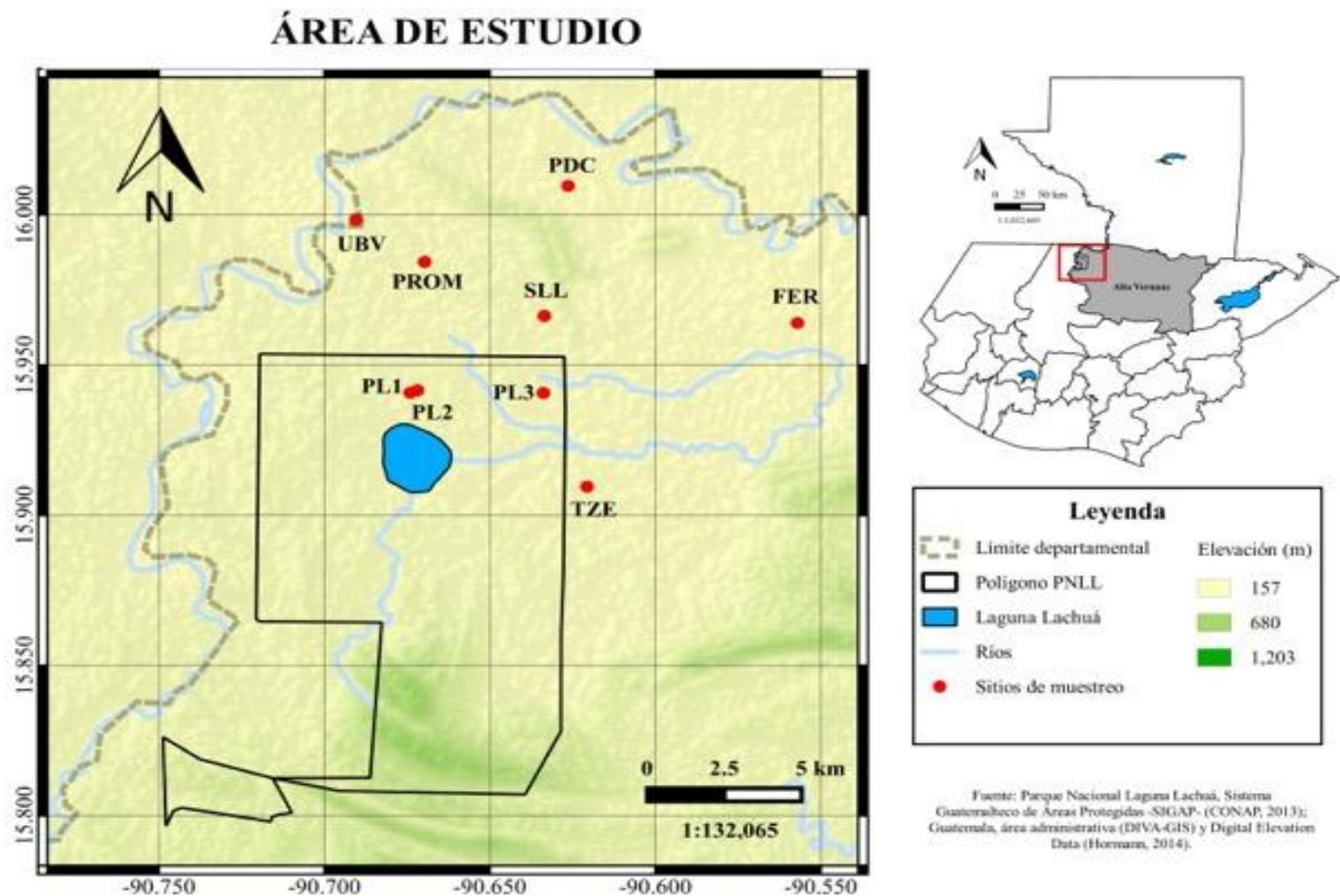
Sáenz, C. (1978). Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa* 25: 93-112.

Saura, S. & Pascual, H. (2007). Conefor Sensinode 2.2 user's manual: software for quantifying the importance of habitat patches for maintaining landscape connectivity through graphs and habitat availability indices. Universidad de Lleida, España. 55 pp.

- Torres, V., Vandenberghe, J., Hooghiemstra, H. (2005). An environmental reconstruction of the sediment infill of the Bogota basin (Colombia) during the last 3 million years from abiotic and biotic proxies. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 226(1-2), 121-148.
- Tsukada, M., & Deevey, E. (1967) Pollen Analyses from Four Lakes in the Southern Maya Area of Guatemala and El Salvador. In *Quaternary Paleocology*, edited by E.J. Cushing and J.H.E. Wright, pp. 303-331. Yale University Press, New Haven.
- Van Dulmen, A. (2001). Pollination and Phenology of Flowers in the Canopy of Two Contrasting Rain Forest Types in Amazonia, Colombia. *Plant Ecology*, 153(1/2), 73-85.
- Wahl, D., Byrne, R., Schreiner, T. and Hansen, R. (2006). Holocene vegetation change in the northern Petén and its implications for Maya prehistory. *Quaternary Research*, 65, 380-389.
- Wahl, D., Schreiner, T., Byrne, R. and Hansen, R. (2007). A paleoecological record from a late classic Maya reservoir in the north Petén. *Latin American Antiquity*, 18, 212-222.
- Wilmschurst, J., & McGlone, M. (2005). Origin of pollen and spores in surface lake sediments: comparison of modern palynomorph assemblages in moss cushions, surface soil and surface lake sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology* 136, 1-15.
- Woodfill, B., Monterroso, M., Valle, J., Castillo, D., & Tox, C. (2011). Proyecto Salinas de los Nueve Cerros Informe Final 1, temporada 2010. Department of Sociology and Anthropology, University of Louisiana at Lafayette: Ministerio de Cultura y Deportes, Guatemala.
- Woodfill, B., Dillon, B., Wolf, M., Avendaño, C. & Canter, R. (2015). Salinas de los Nueve Cerros, Guatemala: a major economic center in the southern maya lowlands. *Latin American Antiquity* 26(2): 162-179.
- YiYin, L., Liping, Z. & HaiTing, C. (2008). Pollen indicators of human activity. *Chinese Science Bulletin*. 53, 1281-1293.

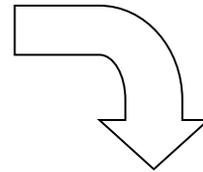
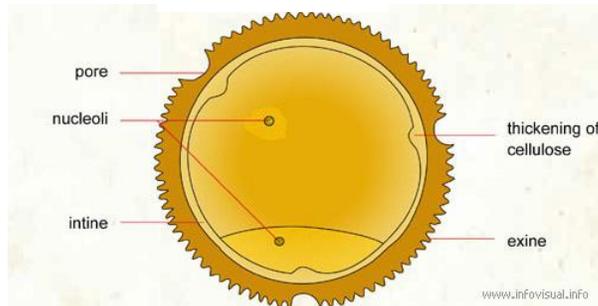
12. Anexos

12.1 Delimitación espacial de la Ecoregión Lachuá, Caba, Alta Verapaz.

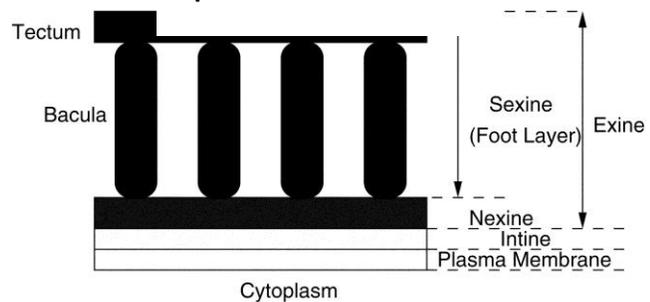


12.2 Morfología del grano de polen.

Grano de polen



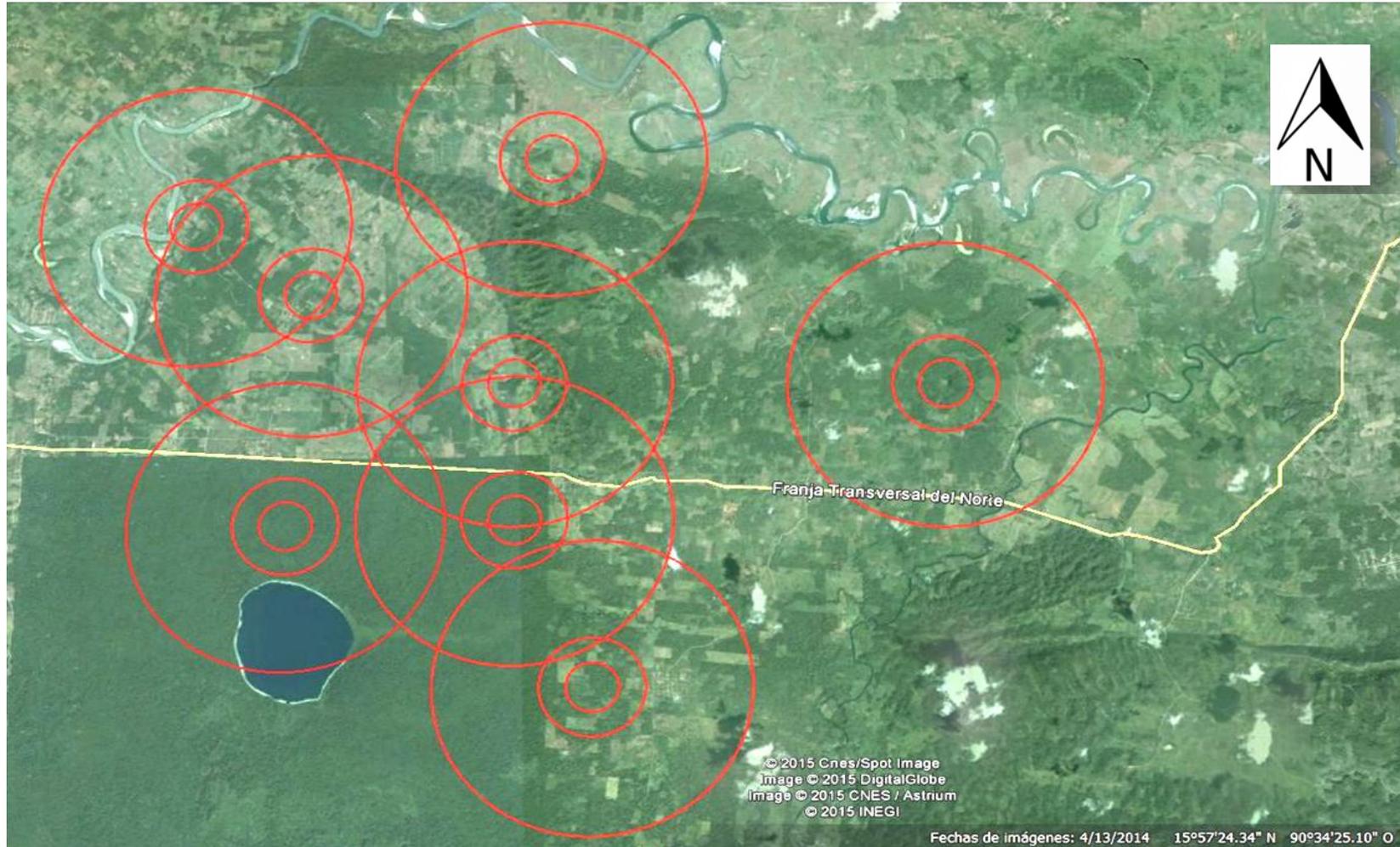
Partes de la pared del grano de polen



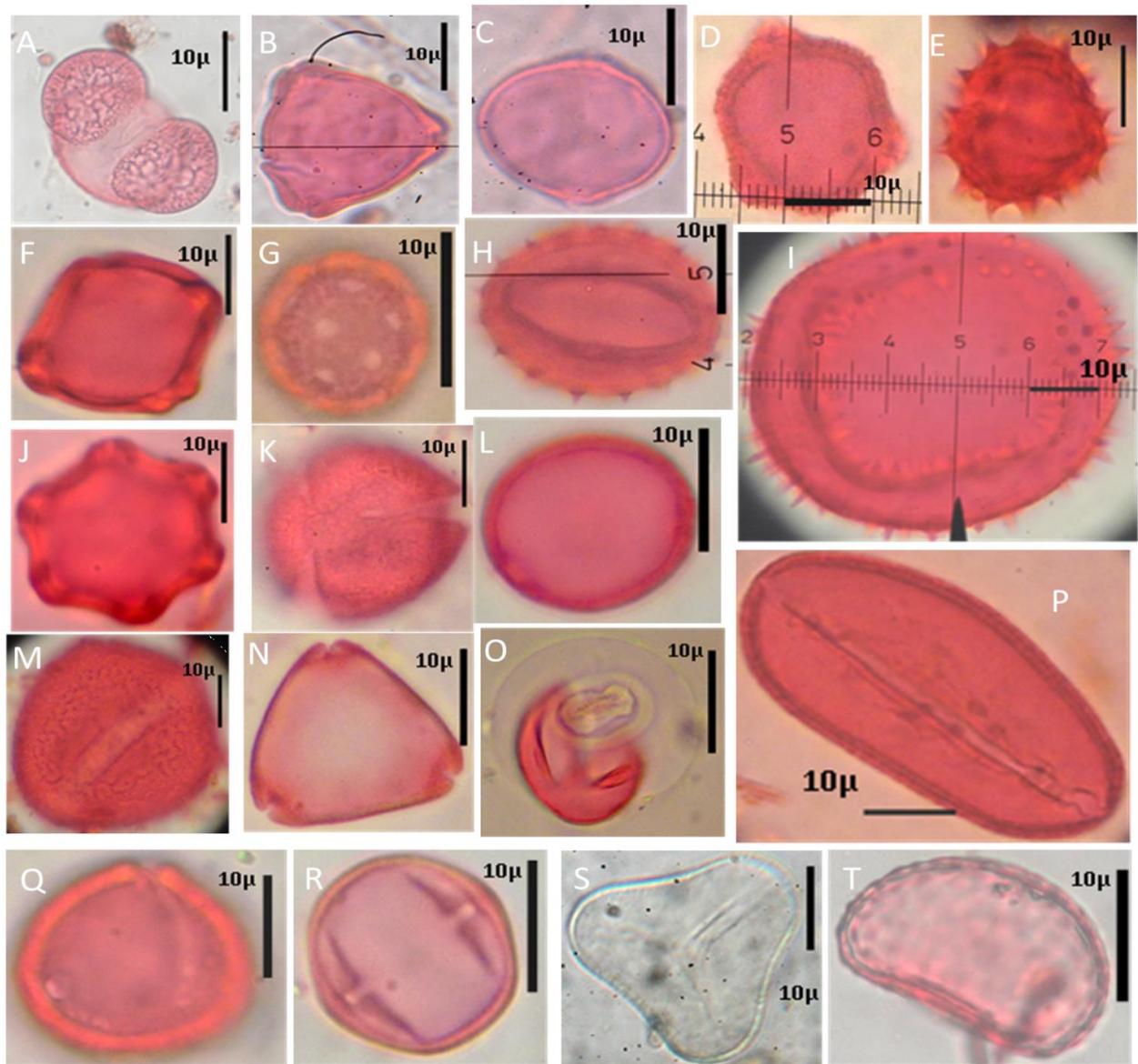
12.3 Boletas de descripciones y conteos de granos de polen.

BOLETA MORFOLOGIA POLEN			
Morfoespecie:	Lámina:	Lugar:	Fecha:
FOTOGRAFIAS: Vista polar: _____ Vista ecuatorial: _____ Coordenadas: _____ Aumento _____			
TIPO DE GRANO: Mónada, Diada, Tétrada (tetragonal, romboidal, lineal, forma T, tetrahedral, decusada) Poliada, Polinia, Trilete, Monolete, Espora.			
POLARIDAD: Apolar, Isopolar, Heteropolar.		SIMETRÍA: Asimétrico, Simétrico (bilateral, Radial).	
ABERTURA: Inaberturado, Sulcado, Laesura, Porado (mono, di, tri, estefano, panto) Colpado (mono, di, tri, estefano, panto) Colporado (tri, estefano, panto, sin) Fenestrado, Heterocolpado, Otro _____.			
Diámetro del poro: _____, Diámetro del colpo: _____, Espesor de la pared: _____.			
AMBITO (vista polar): Circular, Elíptica, Triangular, Cuadrangular, Agudo, Obtuso.			
FORMA (vista ecuatorial): Eje polar _____, eje ecuatorial _____ P/E _____ Peroblado (<0.50) _____, Oblado (0.50-0.74) _____, suboblado (0.75-0.87) _____, oblado esferoidal (0.88-0.99) _____, esferoidal (1.0) _____, prolado esferoidal (1.01-1.14) _____, subrolado (1.15-1.33) _____, prolado (1.34-2.0) _____, perrolado (>2.0) _____.			
ESCULTURA: Psilado, Foveolado, Escabrado, Verrugado, Gemado, Clavado, Pilado, Baculado, Equinado, Rugulado, Estriado, Reticulado (Per, Micro), Fosulado, Granuloso, Espinula, Perforado, Otro _____.			
ESTRUCTURA: Intectado, Semitectado, Tectado _____.			
OBSERVACIONES:			
DESCRIPCIÓN:			

12.4 Ubicación de los puntos de muestreo distribuidos en la sección norte de la Ecoregión Lachuá. Las circunferencias más pequeñas corresponden a 0.5 Km, seguidas por las circunferencias de 1 Km y por último las circunferencias de 3 Km.



12.5 Morfotipos palinológicos registrados en los conteos polínicos de muestras de musgo.

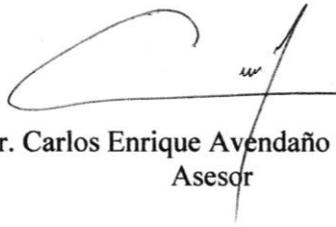


Fuente: datos experimentales

Figura 10. Tipos polínicos contabilizados en muestras de suelo y musgo en el Parque Nacional Laguna Lachuá. (A) Tipo Conifera; (B) Fam. Myricaceae; (C) Fam. Moraceae; (D) Fam. Burseraceae, *Bursera simaruba*; (E) Fam. Asteraceae; (F) Fam. Betulaceae, *Alnus sp.1*; (G) Fam. Amaranthaceae, *Iresine sp.*; (H) Tipo tricolpado, equinado; (I) Tipo Cucurbitaceae; (J) Fam. Betulaceae, *Alnus sp.2*; (K) Leguminosa, *Desmodium sp.*; (L) Tipo triporado psilado; (M) Fam. Arecaceae 1; (N) Tipo triporado; (O) Fam. Cupressaceae; (P) Fam. Arecaceae 2; (Q) Tipo tricolporado; (R) Fam. Meliaceae; (S) Espora trilete; (T) Espora monolete.



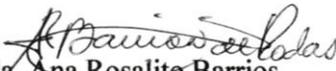
Carla Paola del Cid López
Estudiante



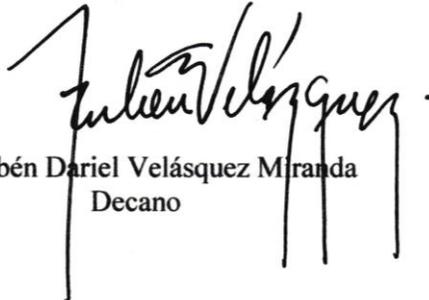
Dr. Carlos Enrique Avendaño Mendoza
Asesor



Licda. Roselvira Barillas
Revisora



Licda. Ana Rosalito Barrios
Directora de Escuela de Biología



Dr. Rubén Dariel Velásquez Miranda
Decano