



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

**DINÁMICAS DE LA VEGETACIÓN Y EL CLIMA DEL HOLOCENO EN LA
SELVA LACANDONA, ESTADO DE CHIAPAS, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

PRESENTA:

JUAN FELIPE FRANCO GAVIRIA

TUTOR

DR. YOHAN ALEXANDER CORREA METRIO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA

MIEMBROS DEL JURADO EXAMINADOR

DRA. SOCORRO LOZANO G. – INSTITUTO DE GEOLOGÍA
DR. JORGE ARTURO MEAVE – FACULTAD DE CIENCIAS
DRA. MARGARITA CABALLERO M. – INSTITUTO DE GEOFÍSICA
DRA. ELSA ARELLANO T. – FACULTAD DE CIENCIAS

MÉXICO, D. F. 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

Agradezco al Programa de Posgrado en Ciencias de la Tierra por ofrecerme la oportunidad de iniciar mi formación científica. Asimismo, por el respaldo y la confianza depositada durante el desarrollo de la presente investigación.

Al apoyo financiero recibido por el proyecto PAPIIT IA100714 "Historia de la vegetación y el clima de la selva Lacandona, Chiapas, durante los últimos 10,000 años". Al Proyecto Programa de Investigación en Cambio Climático PINCC-UNAM "El papel y la respuesta de las elevaciones medias en México frente a los cambios climáticos globales". Al apoyo de la beca de National Geographic Society 9137-12. Al CONACYT por el financiamiento de la beca de maestría otorgada durante mi estancia en el posgrado.

A mi tutor el Dr. Alexander Correa Metrio por ofrecerme una experiencia realmente enriquecedora. Su firme vocación científica y amplia visión de los procesos que ocurren en los ecosistemas naturales, representan un ejemplo a seguir y una motivación enorme para continuar en el camino de la ciencia. Gracias Dr. Correa por los conocimientos compartidos, consejos y dedicación para hacer de este un buen trabajo.

A los miembros del jurado evaluador, Dra. Socorro Lozano, Dra. Margarita Caballero, Dra. Elsa Arellano y Dr. Jorge Meave por sus valiosas observaciones y comentarios al manuscrito de la tesis. Gracias Dras., Lozano y Caballero por las facilidades brindadas en la fase experimental de este proyecto. Gracias Dr. Meave por su certeras observaciones y enseñanzas que contribuyeron enormemente a la interpretación ecológica de las comunidades vegetales.

Al Dr. Francisco Romero y su grupo de trabajo por el apoyo en el análisis de Fluorescencia de Rayos X en el laboratorio de Geoquímica Ambiental de la UNAM.

Al Dr. Priyadarsi Roy por el apoyo en los análisis de Susceptibilidad Magnética, Carbono Orgánico Total y Carbono Inorgánico Total en el laboratorio de Paleoambientes de la UNAM.

A la Comunidad Lacandona de Nahá, en especial a Miguel Garcia y a todos los individuos que han estado involucrados en las campañas de campo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Hago patente mi eterno agradecimiento a mi Abuela Libia quien fue mi primera maestra. Gracias por tus enseñanzas y sabios consejos.

A mi esposa por ser mi gran compañera en este aventura. Gracias mujer por ofrecerme tu amor incondicional, por tantas alegrías y por todo el apoyo.

A mi madre y hermana por su comprensión y apoyo. Gracias por que aún en la distancia me han motivado a seguir adelante.

A la memoria de mi padre, Juan Guillermo Franco.

A la familia Gaviria, miles de gracias por su admiración, siempre les estaré agradecido por todo lo que han hecho por mí.

A Yosahandy, Alejandra, Esmeralda, Minerva, Day, Juan y Jose, por su amistad y ayuda durante mi estancia en esta gran institución.

CONTENIDO

LISTADO DE FIGURAS	I
LISTADO DE TABLAS	III
RESUMEN	IV
ABSTRACT	VI
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 INTRODUCCIÓN	1
1.2 JUSTIFICACIÓN	4
1.3 PREGUNTAS CIENTÍFICAS A RESPONDER	5
1.4 HIPÓTESIS	6
1.5 OBJETIVOS	7
1.5.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	7
1.6 ESTRUCTURA DE LA TESIS	8
CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES Y GENERALIDADES	9
2.1 SEDIMENTACIÓN EN LOS LAGOS	9
2.2 GEOQUÍMICA SEDIMENTARIA	10
2.3 DEPOSITACIÓN POLÍNICA	11
2.4 FACTORES QUE DEFINEN EL CLIMA DEL SUR DE MÉXICO Y CENTRO AMÉRICA	13
2.4.1 LA ZONA DE CONVERGENCIA INTERTROPICAL (ZCIT)	13
2.4.2 LA MASA DE AGUA CÁLIDA DEL ATLÁNTICO	14
2.4.3 EL NIÑO-OSCILACIÓN DEL SUR (ENSO)	15
2.5 ESTUDIOS PREVIOS	16
2.5.1 REGISTROS FÍSICOS Y QUÍMICOS	16
2.5.2 REGISTROS BIOLÓGICOS	18
CAPÍTULO 3. ÁREA DE ESTUDIO	20
3.1 GEOGRAFÍA, CLIMA Y GEOLOGÍA	20
3.2. VEGETACIÓN	23
3.2.1 BOSQUE TROPICAL PERENNIFOLIO (BTP)	23
3.2.2 BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA (BM)	23
3.2.2 BOSQUE DE CONÍFERAS (BC)	24
3.2.3 HUMEDALES HERBÁCEOS (POPALES Y TULARES)	24
3.3 EL CONTEXTO ARQUEOLÓGICO, HISTÓRICO Y CULTURAL MODERNO	25
CAPÍTULO 4. RECONSTRUCCIÓN DEL CONTEXTO CLIMÁTICO EN LA SELVA LACANDONA DURANTE EL HOLOCENO	27
4.1 INTRODUCCIÓN	27
4.2 MÉTODOS	29
4.2.1 TRABAJO DE CAMPO	29
4.2.2 TRABAJO DE LABORATORIO	30
4.2.2.1 SUSCEPTIBILIDAD MAGNÉTICA	31

4.2.2.3 ANÁLISIS DE CARBONO TOTAL (CT), CARBONO ORGÁNICO TOTAL (COT), CARBONO INORGÁNICO TOTAL (CIT) Y NITRÓGENO TOTAL (NT)	31
4.2.2.2 ANÁLISIS MULTIELEMENTAL	32
4.2.3 CONTROL CRONOLÓGICO	33
4.2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	34
4.3 RESULTADOS	36
4.3.2 MODELO DE EDAD	36
4.3.1 ESTRATIGRAFÍA	37
4.3.3 REGISTRO MAGNÉTICO Y GEOQUÍMICO	39
4.3.3.1 SUSCEPTIBILIDAD MAGNÉTICA	39
4.3.3.2 ANÁLISIS DE COT, NT, COT/NT Y CIT	40
4.3.3.3 ANÁLISIS MULTIELEMENTAL	41
4.3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	43
4.4 DISCUSIÓN	48
4.5 CONCLUSIONES	65
<u>CAPÍTULO 5. DINÁMICA DE LA VEGETACIÓN EN LA SELVA LACANDONA DURANTE EL HOLOCENO</u>	67
5.1 INTRODUCCIÓN	67
5.2 MÉTODOS	70
5.2.1 ANÁLISIS PALINOLÓGICO	70
5.2.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	71
5.2.2.1 ANÁLISIS MULTIVARIADO	71
5.2.2.2 RELACIONES DE VARIANZA EN LA VEGETACIÓN	72
5.3 RESULTADOS	74
5.3.1 ANÁLISIS PALINOLÓGICO	74
5.3.1.1 ZONACIÓN POLÍNICA	74
5.3.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICO	77
5.3.2.1 ANÁLISIS MULTIVARIADO	77
5.3.2.2 RELACIONES DE VARIANZA EN LA VEGETACIÓN	82
5.4 DISCUSIÓN	85
5.5 CONCLUSIONES	98
<u>CAPÍTULO 6: CONSIDERACIONES FINALES</u>	100
6.1 RESPUESTAS DE LA VEGETACIÓN A LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA DEL HOLOCENO	100
6.2 RECOMENDACIONES PARA ESTUDIOS FUTUROS	104
<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	105

LISTADO DE FIGURAS

Figura 3.1. Mapa de localización del Lago Ocotitalito

Figura 3.2. Precipitación y temperatura mensual en la estación Yaquintela

Figura 4.1. Extracción del núcleo sedimentario del Lago Ocotitalito

Figura 4.2. Medición de la secuencia sedimentaria con el equipo de Fluorescencia de rayos X Niton XL3t.

Figura 4.3. Modelo cronológico para el perfil estratigráfico de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito.

Figura 4.4. Perfil estratigráfico y análisis de susceptibilidad magnética de los sedimentos del lago Ocotitalito.

Figura 4.5. Carbono orgánico total (COT), carbono inorgánico total (CIT), nitrógeno total (NT) y relaciones COT/NT en el registro del Lago Ocotitalito.

Figura 4.6. Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito.

Figura 4.7. Representación del Análisis de Componentes Principales en el plano de correlación para variables geoquímicas y magnéticas.

Figura 4.8. Representación de los dos primeros ejes de Análisis de Componentes Principales en el plano de distancias entre muestras.

Figura 4.9. Análisis de densidad de probabilidad móvil a través del registro de Ti.

Figura 4.10. Perfil vertical de oxígeno disuelto en lagos de la Selva Lacandona determinados en Julio de 2013.

Figura 4.11. Indicadores paleoclimáticos del registro sedimentario del Lago Ocotitalito en el contexto temporal.

Figura 4.12. Comparación del registro de Ti y Sr del núcleo del Lago Ocotitalito con la insolación y otros registros climáticos regionales.

Figura 5.1. Diagrama de taxa polínicos seleccionados del núcleo sedimentario del Lago Ocotitalito.

Figura 5.2. Ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia para el registro de polen del Lago Ocotitalito.

Figura 5.3. Análisis de correspondencia sin tendencia y cambio ecológico.

Figura 5.4. Distribución de densidad de probabilidad de las relaciones de varianza (RVs) entre y dentro de grupos funcionales.

Figura 5.5. Relaciones de Varianza estratificadas. Muestras estratificadas conforme a las concentraciones de titanio (ppm) para comunidades enteras, entre los grupos (sin plantas acuáticas), dentro de las hierbas, dentro de los árboles, dentro de los arbustos y dentro de las plantas acuáticas.

Figura 5.6. Coeficientes estimados para la presencia y abundancia los taxa encontrados en la secuencia sedimentaria del lago Ocotitalito en función de las concentraciones de Ti.

Figura 5.7. Diagrama resumen del registro palinológico del Lago Ocotitalito.

Figura 6.1. Diagrama resumen del registro palinológico y geoquímico de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito.

LISTADO DE TABLAS

Tabla 4.1. Fechas de radiocarbono y tasas de sedimentación del núcleo sedimentario del Lago Ocotitalito.

Tabla 4.2. Estadística descriptiva de las variables analizadas en la secuencia sedimentaria del lago Ocotitalito.

Tabla 4.3. Análisis de Componentes Principales basado en los valores de susceptibilidad magnética, Ti, K, Sr y Fe de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito.

Tabla 5.1. Análisis de Correspondencia sin Tendencia para el registro de polen del Lago Ocotitalito.

RESUMEN

La Selva Lacandona, ubicada en las montañas del Nororiente de Chiapas, representa el área de bosque húmedo tropical más extensa de México, y se caracteriza por su alta diversidad de especies. Sin embargo, muy poco se conoce sobre su historia ambiental y larga trayectoria de ocupación humana. En esta investigación, se recuperó una secuencia sedimentaria de 5.4 m de longitud del Lago Ocotolito, localizado en el corazón de la Selva Lacandona a 920 msnm, la cual cubre los últimos 9,540 años. A través de análisis de polen, susceptibilidad magnética y química sedimentaria, se evaluaron las dinámicas del clima y la vegetación regional durante el tiempo comprendido por la secuencia. A partir de los resultados obtenidos, se estimó la importancia relativa del determinismo ambiental y los procesos aleatorios como factores estructurantes de las comunidades vegetales de la región. Los resultados muestran que antes de ~ 9,000 AP (años calibrados antes del presente), se presentó la formación incipiente del lago Ocotolito. Durante el Holoceno temprano (9,000 a 7,800 años AP), los diferentes indicadores sugieren condiciones de alta humedad en la región, que favorecieron el desarrollo del bosque tropical perennifolio, caracterizado por una alta cobertura forestal. Entre 8200 y 7800 AP, se presentó una transición importante hacia condiciones secas y altamente variables que, de acuerdo al registro palinológico, estuvieron asociadas a una vegetación más abierta y estacional. Dichas condiciones prevalecieron hasta 4,000 años AP, cuando las condiciones climáticas se hicieron aún más secas que los periodos precedentes. Entre 4000 y 500 años AP, el registro de polen muestra una pérdida de cobertura forestal probablemente asociada a cambios en el uso del suelo ocasionados por las comunidades humanas antiguas. Sin embargo, en los últimos 500 años la cobertura forestal ha tendido a recuperarse como un resultado de una mayor disponibilidad de humedad y la reducción en la intensidad de las actividades humanas en el área. La evolución de la vegetación durante el Holoceno y el análisis de relaciones de varianza para las comunidades vegetales mostraron que las fluctuaciones ambientales, principalmente climáticas, condicionaron las dinámicas de la vegetación en la mayoría de los casos. La reconstrucción paleoclimática sugiere que, en el largo plazo, el sistema climático en la Selva Lacandona ha sido altamente variable y asociado a las dinámicas del Océano Atlántico, expresadas a través del desplazamiento latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical. A

escalas temporales menores, es probable que la actividad del sistema ENSO haya introducido alta variabilidad al clima regional. Es muy probable que la alta biodiversidad moderna sea el resultado de la conjunción entre la alta variabilidad ambiental a diferentes escalas temporales y el impacto humano sobre el paisaje.

ABSTRACT

The Lacandon forest, located in the northeastern mountains of Chiapas, represents the largest area of tropical rain forest in Mexico, fostering an exceptionally high biodiversity. However, little is known about the environmental evolution of the area, which has been characterized by climatic changes and human impacts. Here I show the multiproxy analyses carried out on a 5.4-m-long 9,540-year-old sedimentary record from Lake Ocotolito, located in the heart of the Lacandon forest (920 m asl). Pollen analyses, followed by magnetic susceptibility and geochemistry were used to evaluate regional climate and vegetation dynamics of this sedimentary sequence. Results show that before ~ 9,000 AP (calibrated years before present), there was an incipient formation of Lake Ocotolito. During early Holocene (9,000 to 7,800 AP) the proxies suggest high moisture availability in the region, which favored the development of a dense tropical rain forest. Between 8,200 and 7800 AP, a major transition towards dry and highly variable conditions occurred and, based on the palynological record was dominated by open habitats and seasonal vegetation. These conditions prevailed up to 4,000 AP, when the climate became even drier than earlier periods. From 4,000 to 500 AP, the pollen record shows an unprecedented forest cover loss within the studied period, probably associated with land use changes linked to with ancient human occupation. During the past 500 years, the forest cover showed a trend to recover as a result of increased moisture availability and reduction of human activities in the area. The vegetation evolution during the Holocene and variance ratios analysis for communities showed that environmental fluctuations, mainly climatic, conditioned the vegetation dynamics in most cases. Palaeoclimatic reconstruction suggests that in the long term, the climate system in the Lacandon forest has been highly variable and maybe associated with the Atlantic Ocean dynamics, expressed through the latitudinal displacements of the Intertropical Convergence Zone. At shorter time scales, it is likely that the ENSO system activity has introduced high regional climate variability. It is probable that the high modern biodiversity is the result of the conjunction between historic environmental drifts and human impacts on the landscape.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

1.1 INTRODUCCIÓN

México se encuentra entre los cinco primeros países del mundo con mayor diversidad biológica (Rzedowski 1992, Brandon *et al.* 2005). Gran parte de la biodiversidad del país se concentra en los estados de Oaxaca y Chiapas, donde convergen dos de las principales regiones biogeográficas del planeta, el Neoártico y el Neotrópico (Rzedowski 1998). La Selva Lacandona ubicada en la porción nororiental del estado de Chiapas presenta gran relevancia al concentrar la vegetación tropical más extensa, conservada y rica florísticamente de México (Miranda & Hernández 1963). Sin embargo, como resultado de los cambios ambientales y climáticos del pasado, dicha diversidad, ha sido altamente variable.

El Cuaternario cubre los últimos 2.58 millones de años y se ha caracterizado por una elevada dinámica ambiental y climática, y no menos importante, por la evolución física y cultural de la humanidad (Gornitz 2009). Los eventos ocurridos durante este periodo ocasionaron que las comunidades vegetales se reorganizaran, modificando su composición y estructura a través del tiempo. Por ejemplo, la Península de Yucatán durante los últimos 86,000 años fue escenario de varias sequías extremas que provocaron la migración de las especies y el crecimiento de poblaciones separadas geográficamente (Correa-Metrio & Bush 2012). Estos mecanismos de respuesta por parte de las comunidades, fueron probablemente las principales causales de los cambios en la vegetación durante el Cuaternario tardío. Si bien en escalas temporales de decenas de miles de años los cambios en la vegetación fueron promovidos principalmente por la variabilidad ambiental (Groot *et al.* 2011), en periodos geológicos más recientes, como el Holoceno, las actividades humanas han jugado un papel importante en los cambios de la vegetación

(e.g. Leyden 2002). De hecho, existe una gran cantidad de evidencia que señala una fuerte ocupación humana en la Península de Yucatán durante los últimos 5,000 años (e.g. Brenner *et al.* 2002, Leyden 2002). En este sentido, se podría inferir que durante el Holoceno las dinámicas de la vegetación fueron controladas por el ambiente, entendido este como la conjunción entre el clima y las actividades humanas.

Los estudios paleoambientales ofrecen una oportunidad única de documentar como cambiaron las condiciones ambientales en el pasado y sus efectos sobre los ecosistemas naturales. Existen diferentes fuentes de datos paleoambientales que derivan de sedimentos marinos y lacustres (Bond *et al.* 2001, Hodell *et al.* 2008), anillos de los árboles (Worbes 1999), corales (Gagan *et al.* 2000) espeleotemas (Bernal *et al.* 2011), entre otros, que registran los procesos ambientales que actuaron en la formación de cada uno de los elementos en que ellos se basan. En particular, los sedimentos marinos y lacustres han sido ampliamente utilizados en la reconstrucción paleoclimática y paleoecológica.

La paleoclimatología y paleoecología utilizan evidencia física y biológica para reconstruir el contexto ambiental a largo plazo. La primera se encarga de estudiar la variabilidad climática pasada, a través de la identificación y estudio de los mecanismos de forzamiento del sistema (Gornitz 2009). Por su parte, la segunda investiga las comunidades de plantas y sus cambios a través del tiempo, permitiendo mejorar nuestra comprensión de la historia, estructura y función de los ecosistemas modernos (Delcourt & Delcourt 1991). Para estudiar las dinámicas temporales de un ecosistema, ambas disciplinas estudian el pasado a través de indicadores sensibles a las condiciones ambientales. Los indicadores comprenden registros de organismos fósiles (e.g. polen, diatomeas, ostrácodos, etc.) y características de los sedimentos (susceptibilidad magnética, composición química, isótopos estables, etc.). Debido a la complejidad de las interacciones en los ecosistemas, conviene estudiar el mayor número indicadores con el fin de obtener una visión más amplia de los acontecimientos sucedidos a largo plazo. Dicha forma de investigar el contexto paleoambiental de algún sitio, es conocida ampliamente

en la literatura como estudios de indicadores múltiples ó *multi-proxy* (en inglés) (Birks & Birks 2006).

A pesar de que en la Península de Yucatán se han desarrollado una importante cantidad de estudios paleoambientales basados en diversos indicadores fósiles (Leyden 1987, Islebe *et al.* 1996, Curtis *et al.* 1998, Hodell *et al.* 2008), poco se conoce en relación a las dinámicas ambientales y de ocupación humana de la Selva Lacandona. El único estudio regional disponible cubre únicamente los últimos 2,000 años, y se basa en un análisis palinológico de baja resolución de una secuencia sedimentaria recuperada en el Lago Nahá (Domínguez-Vásquez & Islebe 2008). De hecho, son pocas las reconstrucciones de la región, incluyendo la Península, que cubren todo el Holoceno (e.g. Curtis *et al.* 1998, Wahl *et al.* 2006, Carrillo-Bastos *et al.* 2010). Así, con el desarrollo de esta investigación se pretende ofrecer por primera vez una visión general de los procesos ambientales y la evolución de la vegetación a través de todo el Holoceno en el piedemonte del sur de la Península de Yucatán. La reconstrucción paleoambiental para esta región geográfica es de suma importancia, dado que por sus características fisiográficas, la Selva Lacandona pudo servir como zona de amortiguamiento de los ecosistemas durante periodos climáticos desfavorables. Esta región montañosa presenta una amplia diversidad de hábitats y microclimas que quizás ayudaron a balancear los efectos adversos de climas extremos sobre la vegetación. De aquí que las montañas de Chiapas probablemente jugaron un papel fundamental en el mantenimiento de la biodiversidad durante las etapas climáticas más críticas del Cuaternario.

El estudio aquí presentado se basó en la producción de datos e interpretación cuantitativa y cualitativa de diferentes indicadores (polen, señales geoquímicas y susceptibilidad magnética) de una secuencia sedimentaria lacustre. Dicha secuencia fue recuperada del Lago Ocotitalito en la Selva Lacandona, Chiapas, y posee una edad basal de aproximadamente 10,000 años. El contexto climático e hidrológico de la región fue reconstruido a través del análisis de las propiedades físicas y químicas de los sedimentos. Para ello se interpretaron ambientalmente los registros de susceptibilidad

magnética, concentraciones de diversos elementos, y de materia orgánica. La historia de la vegetación se reconstruyó a partir del análisis de las secuencias de polen fósil. Las diferentes interacciones entre la vegetación y su entorno fueron evaluadas a partir del análisis conjunto de los múltiples indicadores a partir de técnicas numéricas. Finalmente, fue posible identificar patrones o tendencias climáticas que rigieron en el área de estudio durante el Holoceno, así como también, conocer la historia de la vegetación e inferir los factores que promovieron sus variaciones a lo largo del tiempo.

1.2 JUSTIFICACIÓN

Existe una necesidad inmediata de mejorar la comprensión de las consecuencias de los cambios ambientales sobre los sistemas ecológicos, esto de cara al cambio climático que se está experimentando a nivel global (Anderson *et al.* 2006, Christensen *et al.* 2007). En este sentido, el estudio de estos procesos en términos del pasado ofrecería elementos relevantes al desarrollo de bases teóricas sólidas para la gestión sostenible de los ecosistemas. El entendimiento de los cambios ambientales del pasado y los cambios asociados de la vegetación permitiría el establecimiento de análogos modernos, un elemento fundamental para el desarrollo de modelos predictivos (Christensen *et al.* 2007). Adicionalmente, las reconstrucciones paleoambientales podrían ayudar en la identificación de áreas vulnerables a cambios ambientales, así como áreas con potencial para servir como refugios de flora y fauna.

En México, la mayoría de estudios paleoambientales han dirigido su atención principalmente hacia el centro del país, en especial hacia zonas altas (e.g. Bradbury 1989, Lozano-García *et al.* 1993, Caballero-Miranda *et al.* 1999, Ortega *et al.* 2002). Por su parte, en la región sureste abundan estudios en elevaciones bajas en el centro y occidente de la Península de Yucatán, basados en indicadores biológicos y físicos (e.g. Whitmore *et al.* 1996, Leyden 2002, Hodell *et al.* 2008, Correa-Metrio 2010). Respecto a cambios

ambientales en regiones montañosas de elevaciones medias en el Sur del país, no existe una cantidad sustancial de información. Sobresalen, un estudio paleoclimático a partir del estudio de espeleotemas en el estado de Guerrero (1030 msnm) (Bernal *et al.* 2011) y un estudio paleoecológico en el estado de Chiapas que abarca únicamente los últimos 2,000 años (Domínguez-Vásquez & Islebe 2008). De esta manera, una reconstrucción de las condiciones ambientales durante el Holoceno en las montañas de altitud media de la Selva Lacandona, mejoraría nuestra comprensión de los procesos ambientales ocurridos a largo plazo en estas zonas. Además, los datos generados, serían de gran utilidad en análisis de gradientes ambientales y su papel en la evolución de la vegetación en México y Centro América.

Así, mediante este estudio se pretende contribuir al conocimiento de las respuestas de la vegetación a cambios ambientales ocurridos durante el Holoceno. Para tal fin, fue seleccionado el Lago Ocotitalito por su ubicación geográfica que lo hace sensible a procesos climáticos globales, así como también, por la larga historia de ocupación humana en la región. En términos generales, esta investigación ofrece la oportunidad de responder las preguntas y probar las hipótesis planteadas en apartados anteriores y explicitadas en las secciones siguientes.

1.3 PREGUNTAS CIENTÍFICAS A RESPONDER

El principal enfoque de este estudio está orientado a las manifestaciones del ambiente en la estructura de las comunidades vegetales, y en este sentido se pretende responder cuatro preguntas básicas explicitadas a continuación.

i) ¿Es posible documentar la variabilidad climática del Holoceno utilizando el análisis de indicadores físicos y químicos de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito?

ii) ¿Fueron significativos los cambios climáticos ocurridos durante el Holoceno en la Selva Lacandona?

iii) ¿Como ha sido la respuesta del sistema climático de la Selva Lacandona a lo cambios en los mecanismos de forzamiento reconocidos a nivel regional para el Holoceno?

iv) ¿Cual ha sido el efecto de la variabilidad climática del Holoceno sobre la vegetación de la Selva Lacandona?

v) ¿Cuales son los principales factores que estructuran las comunidades vegetales de la Selva Lacandona durante el Holoceno?

1.4 HIPÓTESIS

i) Los registros físico-químicos y las características sedimentológicas de los depósitos sedimentarios del Lago Ocotulito están controlados por factores ambientales, entre los que podemos citar: descarga pluvial de la cuenca, precipitación regional, niveles del lago, condiciones redox y precipitación de minerales, etc. Por lo tanto, las características geoquímicas de los materiales depositados en la cubeta lacustre proveen información acerca de las condiciones climáticas e hidrológicas dominantes al momento de su depositación.

ii) Al igual que ha sido demostrado para diversas zonas neotropicales, el sistema climático de la Selva Lacandona durante el Holoceno no ha sido estable. En tal sentido, el registro sedimentario del Lago Ocotulito ofrece evidencias sobre cambios climáticos abruptos y estados del sistema climático a través del tiempo.

iii) Los patrones climáticos que caracterizaron la Selva Lacandona durante el Holoceno fueron similares a los que se han evidenciado en otros sitios de

Centro América y el Caribe, demostrando que los patrones climáticos han tenido un carácter regional.

iv) La distribución y composición de la vegetación está en sintonía con el clima en que se desarrolla. Por lo tanto, la vegetación se reorganiza en respuesta a la variabilidad climática en escalas temporales de milenios y centurias.

v) Aunque existe un efecto de la aleatoriedad sobre la evolución de la estructura y composición de la vegetación, el clima fue el principal factor que influyó las comunidades vegetales de la Selva Lacandona durante el Holoceno. No obstante, en algunos periodos de tiempo, las actividades humanas cobraron importancia sobre el clima como estructurantes de la vegetación.

1.5 OBJETIVOS

El objetivo principal de este trabajo es reconstruir el contexto ambiental y la evolución de la vegetación en la Selva Lacandona durante el Holoceno, a través del estudio de múltiples indicadores de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito.

1.5.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Reconstruir el contexto climático e hidrológico de la Selva Lacandona durante el Holoceno a través del análisis cuantitativo y cualitativo de los registros físicos y químicos de los sedimentos del lago Ocotitalito.
- Identificar patrones de cambio climático implícitos en los indicadores sedimentarios a diferentes escalas temporales en la Selva Lacandona, durante el Holoceno.

- Reconstruir los cambios de la vegetación holocénica de la Selva Lacandona a través del análisis a cuantitativo y cualitativo del registro de polen de la secuencia sedimentaria del lago Ocotitalito.
- Evaluar los principales mecanismos estructurantes de la vegetación durante el Holoceno, para verificar si realmente el ambiente es el factor mas importante que condiciona la estructura de la vegetación en la Selva Lacandona.

1.6 ESTRUCTURA DE LA TESIS

La tesis se compone de seis capítulos. Los primeros tres capítulos corresponden a la introducción (Capítulo 1), los antecedentes y generalidades (Capítulo 2) y la descripción del área de estudio de la investigación (Capítulo 3). Para dar respuesta a la hipótesis y cumplir con los objetivos planteados, fue necesario dividir los resultados en dos capítulos. En el Capítulo 4 se presentan los resultados del registro geoquímico, mientras que, el Capítulo 5 muestra los resultados del registro palinológico en el contexto climático reconstruido en el Capítulo 4. Cada uno de estos capítulos contiene una introducción, métodos, resultados, discusión y conclusiones. Por último, en el Capítulo 6 se presentan las consideraciones finales de esta investigación. A continuación se detallará el resumen capitular.

CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES Y GENERALIDADES

2.1 SEDIMENTACIÓN EN LOS LAGOS

Los lagos son cuerpos de aguas continentales que se forman donde hay una depresión en la superficie terrestre, en la cual el agua es retenida (Middleton *et al.* 2005). Existen diversas clasificaciones de los lagos de acuerdo a su origen o a propiedades fisicoquímicas de los mismos. Particularmente, los lagos de la Selva Lacandona son parte del paisaje kárstico de la región, y están esencialmente formados por meteorización química de los carbonatos presentes en la roca caliza (Cohen 2003).

Los procesos y depósitos sedimentarios en los lagos son determinados por el ambiente físico, químico y biológico del lago y de la cuenca (Wetzel & Likens 2000, Middleton *et al.* 2005). De esta manera, los productos que se depositan en este ambiente son controlados por un conjunto de interacciones entre el clima, hidrología, biología, geología, acciones humanas, entre otros. Entendiendo el conjunto de estas interacciones daría lugar a la comprensión de los patrones ambientales que controlan la sedimentación lacustre.

Por su parte, los sedimentos lacustres se clasifican según su lugar de origen, composición, procesos de transporte y su depositación (Cohen 2003, Middleton *et al.* 2005). Comúnmente los sedimentos según su origen se clasifican en alóctonos y autóctonos. Los primeros corresponden a los sedimentos provenientes de ambientes externos al lago y presentan alguna alteración física o química (materiales detríticos). La segunda clasificación, corresponde a los sedimentos originados dentro del lago como el resultado de la precipitación de sales disueltas, y remanentes de animales o plantas acuáticas (e.g. ostrácodos y diatomeas).

La sedimentación de los materiales detríticos no depende exclusivamente de su disponibilidad, sino también de la energía del medio de transporte y la cobertura forestal, factores que inciden en el transporte de los materiales (Cohen 2003, Perry & Taylor 2006). Comúnmente, se pueden depositar sedimentos de granulometría fina como arenas finas y arcillas, sin ignorar la presencia ocasional de texturas medias o gruesas. En tal sentido, los elementos más gruesos se sitúan hacia los márgenes del lago, mientras los finos se depositan hacia el centro (Wetzel & Likens 2000, Perry & Taylor 2006).

En relación a la sedimentación de elementos autigénicos, esta es controlada principalmente por la concentración de elementos químicos en el agua del lago y el balance hídrico de la cuenca. Generalmente los elementos autigénicos precipitan cuando la concentración de cationes es relativamente alta y las pérdidas de agua por evaporación son mayores que los aportes por actividad pluvial (Cohen 2003). Durante este proceso de precipitación de materiales, los primeros minerales en precipitar son los carbonatos (e.g. caliza y dolomita) aunque esto también depende de las características físico-químicas del cuerpo de agua como su grado de acidez o alcalinidad (Eugster & Hardie 1978).

2.2 GEOQUÍMICA SEDIMENTARIA

La evolución de la corteza terrestre en el tiempo ha sido entendida a partir de diversas herramientas geológicas que incluyen la geoquímica sedimentaria (Albaréde 2003). La composición química de los sedimentos y rocas sedimentarias se ve afectada por diversos factores que actúan sobre los materiales geológicos iniciales. Estos factores corresponden a la intensidad del intemperismo físico y químico, precipitación de soluciones, diagénesis, y metamorfismo (Eugster & Hardie 1978, Albaréde 2003). Entre los factores mencionados, el intemperismo químico es el de mayor importancia en la

cuenca y es influenciado por la escala temporal estudiada, porque afecta de distintas maneras a los diferentes minerales constituyentes de las rocas y condicionan la composición de los sedimentos depositados. Con el aumento en el grado de interacción agua-roca, los minerales primarios como feldespatos y anfíboles se transforman en minerales arcillosos (e.g. caolinita y esmectita). Durante este proceso, los minerales primarios liberan cationes solubles, mientras los minerales secundarios (arcillas) se enriquecen en elementos insolubles (e.g. Al_3^+ y Ti_4^+) (Albaréde 2003).

Los productos resultantes del intemperismo y procesos erosivos pueden ser estudiados a partir de sus concentraciones químicas, haciendo que el análisis multielemental proporcione indicadores de diferentes condiciones ambientales. Por ejemplo, se han utilizado las concentraciones de titanio (Ti) como indicador de erosión en la cuenca (Roy *et al.* 2012), el Carbono Inorgánico Total (CIT) como indicador de concentración iónica lacustre ó productividad de ostrácodos, y el Carbono Orgánico Total (COT) para estudiar la productividad del cuerpo de agua y de la cuenca (Meyers & Lallier-Vergos 1999).

2.3 DEPOSITACIÓN POLÍNICA

El polen es un grano fino producido por la antera de una planta, cuya función principal es fecundar a los óvulos de la misma planta (autofecundación) o de otras plantas (fecundación cruzada) para dar lugar a la formación de semillas (Erdtman 1952). Así, en un esfuerzo reproductivo, las plantas liberan cada año millones de toneladas de granos de polen y esporas. A diferencia de otros elementos vegetales, los granos de polen y las esporas se encuentran presentes en todas las plantas, de manera que, el estudio de ellos permite establecer una relación directa entre la concentración generada y la vegetación parental (Sugita 1994). La composición orgánica del polen le ha permitido permanecer casi inalterado en los diferentes ambientes de

depositación durante millones de años, por lo que es ideal para estudiar la vegetación y su relación con el clima a través del tiempo.

Los estudios paleo-palinológicos estudian el polen producido durante el pasado, permitiendo estimar las variaciones en la estructura y distribución de la vegetación a largo plazo. Estos estudios determinan la concentración de cada tipo polínico en los depósitos de acumulación, como es el caso particular de los ambientes lacustres. De esta manera, utilizando el principio de la sucesión de fósiles y de superposición, se pueden evidenciar los cambios en la vegetación pasada, y por lo tanto su entorno (Birks & Birks 1980). Conociendo los factores limitantes y los requerimientos de las plantas en la actualidad, por analogía, podría conocerse el ambiente en el que se depositó determinado grano de polen. Por ejemplo, encontrar *Alchornea latifolia* en el registro de polen fósil, implicaría que durante su depositación habría gran disponibilidad de luz en los bosques, pues su heliofismo le permite colonizar rápidamente claros en el bosque. Por lo tanto, los conjuntos polínicos depositados en los lagos se convierten en una fuente esencial para reconstruir la vegetación pasada.

Las lluvias de polen, tanto modernas como fósiles se ven moduladas por factores que modifican su composición. Entre estos se encuentran la floración, la producción polínica y el tipo de polinización (anemófila, entomófila, hidrófila) (Faegri 1966, Bush 1991, Bush 1995, Correa-Metrio *et al.* 2011a). Estos y otros factores modifican los conjuntos de polen depositados, modulando la señal de la vegetación parental. Por lo tanto, es necesario entender cómo los distintos factores afectan la composición regional de la lluvia de polen para realizar reconstrucciones más precisas a largo plazo.

Una vez producidos por la vegetación parental, la incorporación de los granos de polen al sedimento depende de las características físico-químicas y morfométricas del lago, así como también, de la morfología de los granos (Birks & Birks 1980, Sugita 1994). Los elementos polínicos con rápidas tasas de hundimiento, descienden con prioridad en la columna de agua, mientras

que, los más pequeños y menos densos permanecen en suspensión en el la misma (Sugita 1994). Consecuentemente, los granos en suspensión son sensibles a ser transportados por las corrientes y posteriormente depositados en los litorales. Por lo tanto, se deben considerar los diferentes factores que afectan la lluvia de polen y su depositación, para garantizar que la vegetación inferida del polen fósil refleje realmente la vegetación productora.

2.4 FACTORES QUE DEFINEN EL CLIMA DEL SUR DE MÉXICO Y CENTRO AMÉRICA

El clima del Sur de México y Centro America es en gran parte el resultado de las interacciones entre los sistemas del Pacífico y el Atlántico (Wang *et al.* 2006, Bernal *et al.* 2011, Correa-Metrio & Bush 2012), y las masas de aire continental de Norte America (Bradbury 1997). Consecuentemente, el clima de la región emerge de una mezcla de diferentes procesos y fenómenos en diferentes escalas espaciales y temporales. La posición de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), variaciones en la masa de agua cálida del Atlántico (AWP siglas en inglés), la actividad del sistema de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO siglas en ingles), son probablemente los principales factores que definen el clima de la región. A continuación se presenta una corta síntesis de cada uno de ellos.

2.4.1 LA ZONA DE CONVERGENCIA INTERTROPICAL (ZCIT)

La ZCIT es considerada el marcapasos de los patrones de precipitación en los trópicos (Correa-Metrio & Bush 2012). Esta consiste en una zona de baja presión en los trópicos donde convergen los vientos alisios del norte y sur. El calentamiento solar en la región obliga a aire a subir por convención que se traduce en niveles altos de nubosidad y precipitación. Con la variación de la distribución de la radiación global a lo largo del año, se presenta una migración estacional de la ZCIT (Waliser & Gautier 1993). Durante el verano

Boreal, la ZCIT se desplaza hacia el norte, en respuesta al incremento de la insolación en el Hemisferio Norte.

La migración de la ZCIT resulta en vientos superficiales del sureste del Mar Caribe y el Golfo de México que acarrearán vientos húmedos hacia México y Centro América (Peterson & Haug 2006). El invierno boreal se caracteriza por un desplazamiento hacia el sur de la ZCIT (Wang *et al.* 2006), que conlleva al establecimiento de condiciones secas en gran parte de México y Centro América (Magaña *et al.* 1999). Diferentes indicadores climáticos de registros lacustres históricos, muestran una fuerte dependencia del régimen de precipitación en Centro América y el desplazamiento de la ZCIT entre los hemisferios sur y norte, aun durante tiempos glaciales (Hodell *et al.* 1991, Peterson *et al.* 2000, Correa-Metrio & Bush 2012).

2.4.2 LA MASA DE AGUA CÁLIDA DEL ATLÁNTICO

En el Atlántico tropical se presenta una región cubierta por aguas calidas durante todo el año, y se conoce como la masa de agua cálida del Atlántico (AWP). Durante el verano boreal esta zona de aguas cálidas se expande, constituyendo la principal fuente de vapor de agua durante la estación lluviosa en Centro América y el sur de México (Wang *et al.* 2006). El ascenso de vapor, unido al efecto de los vientos alisios, hacen que las nubes cargadas de humedad choquen con las montañas, produciendo la precipitación (Magaña *et al.* 1999, Wang & Lee 2007). La AWP presenta importantes fluctuaciones intra e interanuales, y se asocia con la actividad de huracanes en el Atlántico (Wang & Lee 2007).

2.4.3 EL NIÑO-OSCILACIÓN DEL SUR (ENSO)

ENSO es un fenómeno climático originado por un debilitamiento del anticiclón del Pacífico Sur. Durante la fase cálida de ENSO, conocida como El Niño, los vientos alisios del sur se debilitan, permitiendo que las aguas tropicales cálidas se acumulen hacia el Pacífico este (Trenberth 1997). Esta acumulación de agua cálida en frente de las costas de Sudamérica afecta el gradiente de temperatura de todo el Pacífico, impidiendo el desplazamiento hacia el norte de la ZCIT. A través de este mecanismo, y mediante conexiones que aún no se comprenden completamente, las anomalías asociadas al sistema ENSO se propagan por todo el planeta (Alexander *et al.* 2002).

En Centro América, sur de México y el Caribe, ENSO juega un importante control sobre la variabilidad de la precipitación interanual (Magaña *et al.* 2003). En términos generales, los eventos El Niño provocan una disminución de la precipitación de verano durante la mitad de la estación lluviosa (Magaña *et al.* 1999). En contraste, la fase fría de ENSO (La Niña) provoca que las lluvias invernales aumenten, desplazando hacia el sur la corriente del jet subtropical y aumentando el número de “Nortes” sobre el Golfo de México e incluso sobre la Península de Yucatán. Los Nortes son masas de aire polares que al pasar por el Golfo de México se cargan de humedad, provocando un aumento de la precipitación invernal y descensos en la temperatura (Romero-Centeno *et al.* 2003).

El sistema ENSO ha sido muy variable durante el pasado, en términos de la intensidad y frecuencia de las fases frías y calidas (Alexander *et al.* 2002). Dichas fases se han identificado principalmente durante el Holoceno (Moy *et al.* 2002), aunque se han reportado condiciones de El Niño durante el último máximo glacial, y el Younger Dryas (Lea *et al.* 2000, Conroy *et al.* 2008). En años recientes, dada la importancia económica y social de este fenómeno climático, se ha incrementado el interés en estudiar sus efectos sobre el desarrollo de las comunidades humanas.

2.5 ESTUDIOS PREVIOS

En la Selva Lacandona sólo se cuenta con un estudio paleoecológico que refleja los cambios en la vegetación durante los últimos 2,000 años (Domínguez-Vásquez & Islebe 2008). Sin embargo, en las tierras bajas mayas de la Península de Yucatán existe una gran acervo de información paleoambiental basada en el análisis de numerosos indicadores bióticos y abióticos (e.g. Curtis *et al.* 1998, Hodell *et al.* 2001, Leyden 2002, Carrillo-Bastos *et al.* 2010). Estas investigaciones se han enfocado en registrar los cambios en el clima ocurridos durante el Cuaternario tardío, y estudiar los efectos a largo plazo de las actividades humanas sobre los ecosistemas terrestres y acuáticos. A continuación se presenta brevemente la evolución paleoambiental de la Península de Yucatán, durante el Holoceno, documentada a partir de registros bióticos y abióticos de sedimentos lacustres.

2.5.1 REGISTROS FÍSICOS Y QUÍMICOS

Diversas investigaciones que han buscado reconstruir el contexto paleoambiental de la Península de Yucatán con base en registros sedimentarios que incluyen mediciones multielementales, susceptibilidad magnética (SM) y materia orgánica (Curtis *et al.* 1998, Carrillo-Bastos *et al.* 2010). Adicionalmente, se han realizado análisis de isótopos estables (e.g. $\delta^{18}\text{O}$) determinados en valvas de organismos carbonatados (e.g. ostrácodos y gasterópodos), para inferir cambios hidrológicos reflejados en el balance precipitación-evaporación (Leyden *et al.* 1994, Curtis *et al.* 1998, Rosenmeier *et al.* 2002). Valores altos de Ca, Sr y $\delta^{18}\text{O}$ han sido interpretados como indicadores de condiciones secas, mientras valores altos de SM, Ti, K y Fe se han asociado a condiciones húmedas. Así, las reconstrucciones paleoambientales basadas en registros físico-químicos se han centrado

principalmente en la documentación de cambios en la disponibilidad de humedad. Sin embargo, en pequeños y grandes lagos se presentan evidencias de erosión en los suelos por incrementos abruptos de la susceptibilidad magnéticas y de materiales altamente intemperizados (e.g. Deevey *et al.* 1980, Curtis *et al.* 1998).

Durante el Holoceno temprano (entre 9,000 y 7,800 AP), valores altos de Ti, K, Fe, y SM han sugerido un aporte sustancial de materiales terrígenos intemperizados a los cuerpos lacustres, sugiriendo ambientes dominados por alta pluviosidad en la Península de Yucatán. La incidencia baja de los indicadores de humedad, unida a incrementos del $\delta^{18}\text{O}$ en ~4,800 AP, ha sido interpretada como una disminución sustancial de la precipitación y aumentos de la evaporación (Curtis *et al.* 1998, Hodell *et al.* 2001). Así, gran parte del Holoceno medio se caracterizó por condiciones secas. Entre 3,000 y 400 AP se presentó una capa extensa (7 metros) de material detrítico fino (“arcilla Maya”) que sugiere el incremento de la erosión como un producto de la acelerada deforestación (Curtis *et al.* 1998). Cabe resaltar que, durante el Holoceno tardío, los diferentes estudios identificaron eventos secos ente 1,800 y 900 AP, comúnmente asociados el abandono de tierras y el colapso de la civilización maya (Hodell *et al.* 1995). Adicionalmente, el análisis conjunto de múltiples indicadores sugieren que este periodo estuvo influenciado por una fuerte intervención humana en la región, caracterizada por el aumento de la deforestación, la agricultura y la erosión de los suelos (Curtis *et al.* 1998).

Registros isotópicos de estalagmitas han permitido reconstruir los cambios en la disponibilidad de humedad durante el Holoceno con una alta resolución temporal (Medina-Elizalde *et al.* 2010, Bernal *et al.* 2011). El registro de una estalagmita ubicada al noroeste de la Península de Yucatán muestra ocho sequías severas con duración de 3 a 18 años, ocurridas durante la decadencia maya (800-950 AP) (Medina-Elizalde *et al.* 2010). Lo anterior apoya la hipótesis asociada al colapso maya como una respuesta a un déficit de humedad (Hodell *et al.* 1995). Por otro lado, existe un registro isotópico de una estalagmita ubicada al suroeste de México que registra los cambios en la

disponibilidad de humedad durante el Holoceno (Bernal *et al.* 2011). Aunque este registro no se ubica propiamente en la Península de Yucatán, ofrece información importante sobre los cambios en la disponibilidad de humedad en el contexto regional. Este registro señala que el Suroeste de México ha pasado por dos grandes transiciones climáticas durante el Holoceno (7,200 y 4,300 AP), forzadas por la reorganización de las interacciones océano-atmosfera en los trópicos. La primera transición sugiere el arribo de la humedad al suroeste de México, mientras la segunda muestra un cambio hacia condiciones climáticas altamente variables moduladas por la actividad de ENSO.

2.5.2 REGISTROS BIOLÓGICOS

Los registros de polen representan la línea de evidencia paleoambiental más abundante en la Península de Yucatán, especialmente los que abarcan el Holoceno (Leyden 1984, Islebe *et al.* 1996, Wahl *et al.* 2006, Carrillo-Bastos *et al.* 2010). Solo los lagos de Quetxil, Salpeten y Petén Itzá han proporcionado información paleoambiental para el Pleistoceno (e.g. Leyden *et al.* 1994, Correa-Metrio & Bush 2012). En términos generales, los espectros de polen dominados por grupos de Moraceae/Urticaceae estuvieron asociados a bosques tropicales durante el Holoceno temprano y medio. La intervención de un periodo seco en ~6,000 AP se evidenció en la disminución del bosque y el incremento de herbáceas (e.g. Poaceae, Asteraceae y *Ambrosia*). En ~3,000 AP, el bosque disminuyó abruptamente mientras las plantas herbáceas se expandieron. El incremento de las herbáceas fue explicado por el aumento de la deforestación, evidenciada por grupos de taxa propios de disturbios antropogénicos (e.g. *Ambrosia*). Finalmente, la mayoría de estudios indican que durante los últimos 1,000 AP, el bosque tiende a recuperarse como una consecuencia del abandono de tierras y el reestablecimiento de las condiciones húmedas en la región (e.g. Islebe *et al.* 1996, Wahl *et al.* 2006, Mueller *et al.* 2010).

El primer registro paleoambiental de la Selva Lacandona señaló una dominancia del bosque montano bajo caracterizado por Moraceae, Mimosidae y Melastomataceae, durante el Holoceno tardío (Domínguez-Vásquez & Islebe 2008). No obstante, esta masa de vegetación coexistió con bosques de pino-encino, generando un mosaico de vegetación bastante interesante en términos ecológicos. Adicionalmente, no se encontró evidencia de agricultura, pero sí, alta presencia de taxa de bosques secundarios y abundancia de partículas de carbono que sugirieren algún grado de impacto humano regional. Finalmente, el incremento de los taxa de *Pinus* y la reducción del bosque montano entre 1,260 y 730 sugieren una prolongada y fuerte sequía en la Selva Lacandona.

En la Península de Yucatán, los estudios limnológicos también han sido altamente relevantes aunque abarcan temporalidades muy cortas (últimos 3500 años). Cabe mencionar que solo existe un registro de ostrácodos durante la transición Pleistoceno-Holoceno (Pérez *et al.* 2011). Mientras que estudios holocénicos han utilizado registros de diatomeas para conocer la historia ambiental de los lagos San Jose, Sayaucil y Cobá (e.g. profundidad, temperatura, niveles tróficos, entre otros) (Whitmore *et al.* 1996). En este contexto, los estudios sugieren que, los lagos presentaron columnas de agua profundas y dulces antes de ~2,600 AP. Posteriormente, los cuerpos de agua presentaron una alta salinidad que se fue mezclando con aguas dulces hacia el presente.

CAPÍTULO 3. ÁREA DE ESTUDIO

3.1 GEOGRAFÍA, CLIMA Y GEOLOGÍA

Con una extensión aproximada de 13,000 km², la Selva Lacandona es parte de una de las áreas de bosque húmedo tropical más importantes de México y Centro America (Arriaga *et al.* 2000, Rzedowski 2006). Se ubica aproximadamente entre las coordenadas 16 y 17° de latitud Norte y 90 a 92° latitud Oeste, en los límites montañosos del sur de la Península de Yucatán (Fig. 3.1). La Selva Lacandona presenta una alta heterogeneidad del paisaje, comprendido por sierras, mesetas, valles aluviales y cañadas, distribuidos en un amplio gradiente altitudinal que va desde 100 a 1800 msnm (Fig. 3.1) (CONANP 2006, Contreras-Cortés 2011). En la actualidad, pertenece a las Regiones Terrestres Prioritarias (RTP) para la conservación de la biodiversidad de México (Arriaga *et al.* 2000).

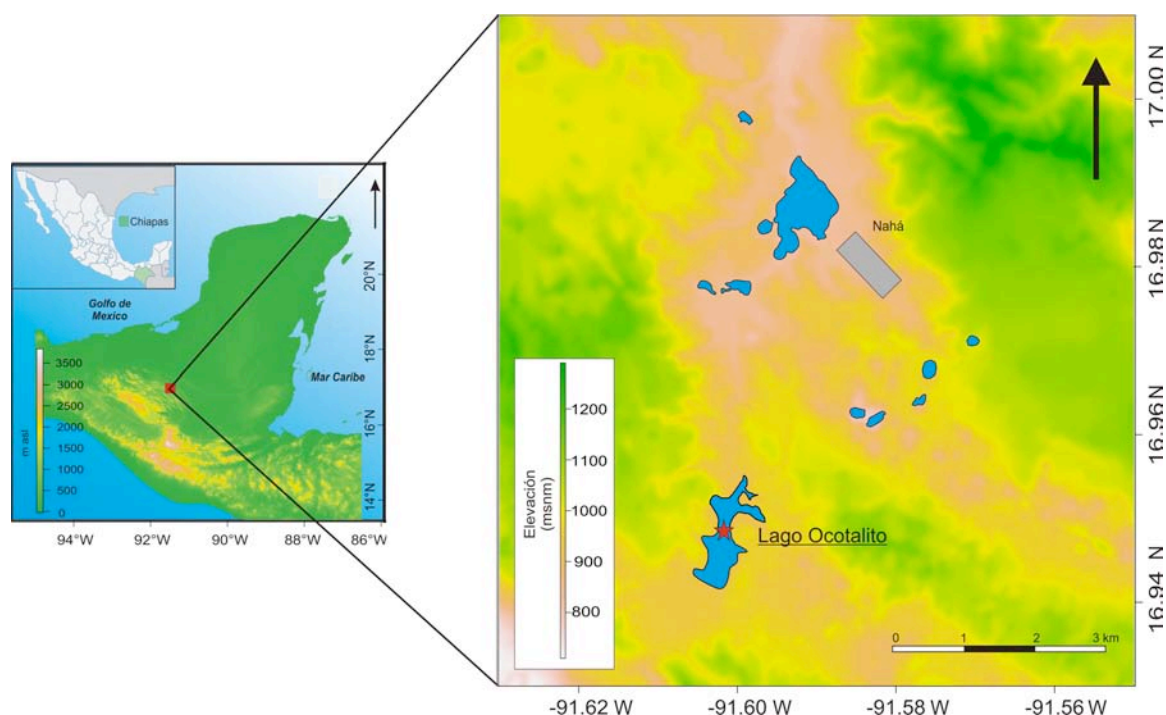


Figura 3.1. Mapa de localización del Lago Ocotilto

El Lago Ocotitalito (16°57'N y 91°36'W, 920 msnm) tiene un área de 4.7 ha y se localiza en la porción noroeste de la Selva Lacandona, en el municipio de Ocosingo, compartido por el Área Natural Protegida de Nahá y el Ejido Villa Las Rosas (Fig. 3.1). El lago se estableció sobre formaciones geológicas del Cretácico superior, que se componen esencialmente de calizas originadas por depósitos de plataformas de agua marina (INEGI 1981). No obstante, en el área de Nahá se presentan lutitas y areniscas de origen continental, que corresponden al grupo de las rocas detríticas cementadas durante el Eoceno (CONANP 2006, Padilla-Sánchez 2007). La cubeta lacustre se ha formado principalmente por el efecto del agua en la disolución de las rocas carbonatadas (karst).

El clima dominante en la Selva Lacandona es calido sub-húmedo con lluvias en verano. La temperatura media anual presenta un promedio de 21.8 °C, con una media de 19.4 °C en el mes mas frío (enero), y 23.7 °C en los meses más calidos (mayo y junio) (Fig. 3.2). La precipitación media anual es de 1932 mm, distribuidos en dos periodos: el primero se ubica en los meses de mayo a diciembre con una precipitación de 1716 mm (92 % de la precipitación total anual), mientras que los 146 mm restante (8 %) se distribuye en la temporada de secas entre enero y abril.

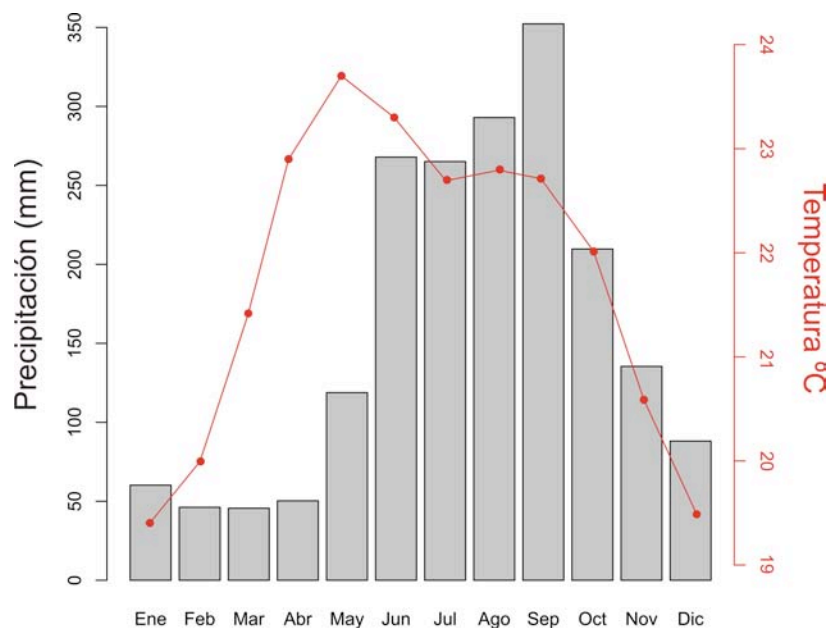


Figura 3.2. Precipitación y temperatura mensual promedio en la estación Yaquintela, a 14 km del lago Ocotitalo, para el periodo 1951-2010. Fuente: Servicio Meteorológico Nacional.

El Lago Ocotitalo es parte de la subcuenca del río Lacantúm, caracterizada por la captación de altos niveles de precipitación en la región y el almacenamiento del agua en lagos, ríos y acuíferos (CONANP 2006). Esta zona alberga un gran número de lagos permanentes cuyos niveles de agua varían muy poco entre la temporada seca y la húmeda. Altos niveles de escurrimiento superficial y subterráneo de agua generan una alta conectividad hídrica entre los diferentes cuerpos de agua de la Selva Lacandona (CONANP 2006).

De acuerdo a la clasificación de la FAO modificada para México (INEGI 1985), el área se caracteriza por tres tipos de suelos (lu`um, suelo o tierra en maya). Redzinas ó tierras negras (Ek-lu`um), Regosoles o tierras blancas (Sac-lu`um), y Cambisoles o tierras pegajosas y amarillas (Chac-lu`um). Las Redzinas son dominantes, especialmente en las mesetas, y corresponden a suelos ligeramente ácidos, poco profundos y aptos para la agricultura. Los Regosoles corresponden a suelos arenosos, ácidos y de fertilidad moderada. Por su parte, los Cambisoles se asocian a suelos arcillosos de las laderas, usualmente duros, los cuales en ausencia de vegetación son altamente erodables.

3.2. VEGETACIÓN

En la Selva Lacandona se pueden caracterizar cuatro tipos básicos de vegetación, basados en la clasificación de la vegetación realizada por Rzedowski (2006). A continuación se procede a hacer una descripción general de cada uno de ellos.

3.2.1 BOSQUE TROPICAL PERENNIFOLIO (BTP)

Este tipo de vegetación se desarrolla en altitudes entre 0 y 1500 msnm, con una temperatura media anual entre 20 y 26 °C, y precipitación media anual entre 1500 y 3000 mm (Rzedowski 2006). El BTP corresponde a una comunidad biológica compleja, que se estratifica verticalmente en árboles, arbustos y herbáceas. Durán (1999) define la siguiente composición florística basado en la estratificación del BTP de la Selva Lacandona. Elementos arbóreos: *Terminalia amazonia*, *Dialium guianense*, *Billia colombiana*, *Brosimum alicastrum*, *Gautteria anomala*, *Alchornea latifolia*, *Podocarpus matudai*, *Aspidosmerma megalocarpon*, *Aphanante monoica*, *Guarea glabra*, y *Quercus corrugata*. Elementos arbustivos: *Cryosophilla stauracantha*, *Justicia fimbriata*, *Heliconia librata*, *Eupatorium ligustrinum*, *Ardisia nigrescens*, y *Psychotria chiapensis*. Herbáceas y estrato inferior: *Chamaedorea oblongata*, *Carludovica labela*, y *Clidemia setosa*.

3.2.2 BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA (BM)

Este bosque se caracteriza por establecerse en sitios de clima húmedo-fresco (alta humedad atmosférica y neblina). Son bosques de 20-40 m de alto, mayormente perennifolios y con variaciones florísticas muy pronunciadas de una región a otra (Rzedowski 2006). Se caracterizan por su desarrollo en elevaciones que alcanzan los 1300 msnm, en topografías

accidentadas, y los bordes de las vaguadas y surcos de agua (Rzedowski 2006, López-Pérez *et al.* 2011). Las especies más frecuentes son *Oecopetalum mexicanum*, *Podocarpus matudai*, *Calatola laevigata*, *Billia colombiana*, *Quercus corrugata*, *Q. skinneri*, *Zhatoxylum spp.*, *Pinus strobus*, *Cryosophilla stauracantha*, *Chamaedorea elatior*, *Ch. arenbergiana*, y *Justicia sp.*

3.2.2 BOSQUE DE CONÍFERAS (BC)

En México, los bosques de coníferas se distribuyen en amplios gradientes ambientales, debido a que se les encuentra desde el nivel del mar hasta el límite de la vegetación arbórea, y prosperan en regiones de clima semiárido hasta húmedo (Rzedowski 2006). En la actualidad predominan alrededor del Lago Ocotlito bosques de pino, y no es de extrañar, por que en esta región los bosques de pino colindan con el bosque tropical (Miranda & Hernández 1963, Contreras-Cortés 2011). En algunos casos se ha observado una inversión de la secuencia altitudinal normal, pues el pinar cubre las laderas inferiores de cerros que en sus cumbres presentan la exuberancia del bosque tropical perennifolio (Miranda & Hernández 1963). Las especies que se encuentran en la zona son: *Pinus pseudostrobus*, *Podocarpus matudai*, *Eugenia sp.*, *Rondeletia sp.*, *Ardisia sp.*, *Cryosophilla stauracantha*, y *Anthurium chiapasense*. Además, en algunas áreas de la reserva de Nahá se han encontrado especies de afinidad boreal como *Rapanea myricoides*, *Myrica cerifera*, y *Hauya heydeana* (Contreras-Cortés 2011).

3.2.3 HUMEDALES HERBÁCEOS (POPALES Y TULARES)

Los popales están compuestos por vegetación herbácea que se desarrolla en lugares pantanosos con agua permanente, donde vive enraizada en el fondo, con sus hojas sobresaliendo del agua (Rzedowski 2006).

Algunas de las plantas principales que conforman la comunidad popal son: *Calathea* sp., *Thalia geniculata*, y *Heliconia* spp. Por otro lado, la vegetación tular corresponde a comunidades vegetales de plantas herbáceas enraizadas en el fondo de terrenos pantanosos o en las orillas de lagos y lagunas, tanto de zonas cálidas como de regiones templadas. Dicha vegetación se caracteriza por presentar hojas largas y angostas donde se conocen principalmente los géneros *Typha*, *Scirpus* y *Cyperus* (Rzedowski 2006). Además, incluye los llamados "Saibadales" de *Cladium jamaicense* y los "Carrizales" de *Phragmites communis* y *Arundo donax*. Cabe mencionar que estas comunidades ocupan superficies pequeñas en relación con otros tipos de vegetación.

3.3 EL CONTEXTO ARQUEOLÓGICO, HISTÓRICO Y CULTURAL MODERNO

De acuerdo a la zonificación Maya (*sensu* Sharer 1998), La Selva Lacandona se ubica entre las mesetas y la tierras bajas del Sur. Durante los últimos 300 años, la región ha sido habitada por Lacandones que lingüísticamente se ubican en las etnias mayenses (Palka 2005). Algunos investigadores han explicado la llegada de comunidades indígenas a este lugar, como una respuesta a una serie de catástrofes sociales y naturales ocurridas en la Península de Yucatán durante la conquista española (siglo XV) (Palka 2005, Hurley 2007). Las epidemias, condiciones climáticas extremas, la sobreexplotación derivada de la conquista española, entre otras cosas, fueron las causas principales de la movilidad indígena (Sharer 1998). En tal sentido, los migrantes de naturaleza maya, aplicaron sus conocimientos ancestrales como la caza y técnicas de cultivo para sobrevivir en las condiciones agrestes de la Selva Lacandona.

En la actualidad la comunidad lacandona cuenta con alrededor de 1000 habitantes concentrados en las comunidades de Lacan-há, Chansayab, Nahá y Metzabok (Eroza 2006). En el contexto histórico, durante los años 80, los Lacandones eran descritos como comunidades secuestradas en el bosque que poco interactuaban con el medio exterior (Hurley 2007). Sin embargo, investigaciones recientes afirman que los Lacandones socializaron con otras comunidades adyacentes, al punto de recibir o rechazar el contacto con otras comunidades, incluso, se cree que fueron altamente influenciados por los antiguos Mayas de tierras adyacentes a la selva (Boremanse 1998, Palka 2005). En especial, durante el periodo colonial (siglo XVI y XVII), grupos Mayas de las tierras bajas se mudaron a la Selva Lacandona buscando refugio de los españoles (Palka 2005).

En las cercanías al lago, los vestigios arqueológicos son escasos y poco estudiados (CONANP 2006). Uno de éstos es la cueva de Haax há, que cuenta con representaciones pictóricas de la fauna local. No obstante, el área de estudio se encuentra relativamente cerca a tres sitios arqueológicos importantes en el periodo clásico, Palenque, Yaxchilán y Bonampak. La proximidad de la Selva Lacandona a grandes centros sociales pudo ocasionar un intenso intercambio cultural y alta movilidad de las comunidades.

CAPÍTULO 4. RECONSTRUCCIÓN DEL CONTEXTO CLIMÁTICO EN LA SELVA LACANDONA DURANTE EL HOLOCENO

4.1 INTRODUCCIÓN

El debate en curso sobre cómo los humanos afectan el clima de la Tierra ha cambiado recientemente su atención, centrando su interés en la variabilidad natural del clima antes de las alteraciones humanas (UNEP 2008). En tal sentido, es importante conocer el clima del pasado con el fin de evaluar los alcances de las excursiones climáticas modernas y la sensibilidad del clima a diferentes forzamientos. Sin embargo, el estudio sistemático del clima a través de instrumentos se inició a mitad del siglo XIX, por lo que no existen mediciones directas antes de este tiempo (Bradley 1999). Así, el uso de herramientas paleoclimatológicas ofrece elementos relevantes para entender las dinámicas ambientales antes que datan antes del registro instrumental.

La paleoclimatología se encarga de estudiar la variabilidad climática a través del tiempo geológico. De esta manera, ofrece una aproximación que permite la identificación y entendimiento de los mecanismos desencadenantes de los cambios en el clima y sus efectos sobre el sistema terrestre a diferentes escalas temporales y geográficas (forzamientos externos e internos). Consecuentemente, el estudio paleoclimático permite entender el clima actual y aunque no provee una guía exacta del futuro, fortalece el entendimiento del Sistema Tierra, las tendencias climáticas actuales y sus repercusiones sobre las sociedades humanas (PAGES 2009).

Existen diferentes líneas de evidencia paleoclimática que derivan de los sedimentos marinos y lacustres, núcleos de hielo, espeleotemas, corales, anillos de crecimientos de los árboles, etc. La importancia de estos estudios es que registran los procesos ambientales que actuaron en la formación de

cada uno de los elementos utilizados como indicadores. En la Selva Lacandona se concentran una gran cantidad de lagos, así que, los registros sedimentarios de estos cuerpos de agua ofrecen una gran información paleoclimática. Particularmente, los sedimentos lacustres ofrecen evidencia de las variaciones de profundidad de la columna de agua, salinidad, balance hidrológico, aporte clástico y pluvial, variaciones de productividad orgánica en la cuenca, y cambios en la dirección de los vientos (Last & Smol 2001). Así, los procesos y condiciones ambientales pasadas son reconstruidas a través de indicadores sensibles a los cambios ambientales (Ruddiman 2007). En México, estos estudios se han desarrollado basados en indicadores biológicos (Lozano-García 1989, Caballero-Miranda *et al.* 1999), geológicos y geoquímicos (Roy & Lachinet 2010), entre otros, contenidos en sedimentos lacustres.

Los estudios paleoclimáticos en México han dirigido su atención hacia el norte, centro y norte de la Península de Yucatán, dejando un vacío de información en el sur del país (Metcalfe *et al.* 2000, Domínguez-Vásquez & Islebe 2008). Por lo tanto es necesario conocer la historia climática y ambiental de esta zona, pues en el contexto de cambio climático moderno surge la necesidad de conocer los cambios en el pasado que abarquen la mayor cantidad de gradientes ambientales posibles. (Prentice *et al.* 1991). Por lo tanto, dada las particularidades fisiográficas de la Selva Lacandona debe ser documentada su historia climática pues la variabilidad climática en estos ecosistemas ha sido pobremente estudiada. Las tierras medias (900 msnm) de la Selva Lacandona en el estado de Chiapas se caracterizan por una alta heterogeneidad del paisaje, misma que usualmente se traduce en diversidad de microclimas que podrían ayudar a balancear los efectos de climas adversos.

Considerando que los lagos acumulan sedimentos de su entorno y registran información valiosa sobre las condiciones paleoclimáticas y paleohidrológicas existentes. El registro geoquímico de los sedimentos del Lago Ocotitalito, permitirá reconstruir por primera ocasión las dinámicas climáticas e

hidrológicas de las tierras medias de la Selva Lacandona, durante el Holoceno. Debido a la posición latitudinal del Lago Ocotitalito (15° N), los registros sedimentarios pueden ser susceptibles a las variaciones climáticas, tanto de zonas tropicales como subtropicales y por lo tanto al cambio climático global. A partir de esto, se responderán las siguientes preguntas de investigación.

¿Son indicadores de las condiciones climáticas e hidrológicas, los registros físico-químicos de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito?

¿Fueron significativos los cambios climáticos ocurridos durante el Holoceno en la Selva Lacandona?

¿Como ha sido la respuesta del sistema climático de la Selva Lacandona a los cambios en los mecanismos de forzamiento reconocidos a nivel regional para el Holoceno?

4.2 MÉTODOS

4.2.1 TRABAJO DE CAMPO

La Selva Lacandona alberga un gran número de lagos con potencial para estudios paleoambientales, en medio de un clima tropical y de alta variabilidad del paisaje. El Lago Ocotitalito fue seleccionado entre una gran variedad de cuerpos lacustres, dada las características geomorfológicas del área circundante, el tamaño del cuerpo de agua y la facilidad de acceso. Características del lago como pendientes suaves, fondos relativamente planos y una profundidad no mayor a 30 metros (alcance del equipo de perforación), facilitaron la recuperación de los núcleos sedimentarios. Por lo tanto, con una sonda de pistón Livingstone modificada (Wright 1967), fue

recuperado en el centro del lago, un núcleo sedimentario de 540 cm de longitud (Fig. 4.1) que posteriormente fue sellado y enviado al laboratorio.



Figura 4.1. Extracción del núcleo sedimentario del Lago Ocotlito.

4.2.2 TRABAJO DE LABORATORIO

Los núcleos sedimentarios se llevaron al laboratorio de Paleoecología del Instituto de Geología de la UNAM donde fueron seccionados longitudinalmente en dos partes iguales con el objeto de tener una sección de trabajo y otra como testigo ó archivo. Posteriormente, se realizó un registro fotográfico y una descripción estratigráfica de la secuencia sedimentaria en términos de color, textura y reacción al HCl como subrogado del contenido de carbonatos. Además, se describieron las estructuras sedimentarias presentes como bandas ó sedimentación masiva.

El núcleo testigo fue sometido al análisis de susceptibilidad magnética (SM) y multielemental, a una resolución de 1 cm. En cuanto estos análisis no son

destruictivos, se realizaron directamente sobre el sedimento. Subsecuentemente, la secuencia de trabajo fue muestreada cada 4 cm para el análisis de polen. De la misma manera, fueron tomadas un total de 52 muestras de 3 cm³ para análisis de C total y N.

4.2.2.1 SUSCEPTIBILIDAD MAGNÉTICA

La susceptibilidad magnética fue medida en intervalos de 1 cm, con un susceptibilímetro marca Bartington modelo MS3, y un sensor MS2E de 0.46 KHz con una resolución máxima de 2×10^{-6} SI. Esta técnica mide la respuesta de los sedimentos a un campo magnético inducido. Así, la señal es producida principalmente por elementos como Fe y Ti presentes en los minerales y su respuesta puede ser altamente positiva por minerales ferromagnéticos (magnetita, titanomagnetita, goetita y hematita) ó extremadamente baja o negativa por minerales diamagnéticos (calcita, yeso, cuarzo) o paramagnéticos como anfíboles y minerales arcillosos (Last & Smol 2001).

4.2.2.3 ANÁLISIS DE CARBONO TOTAL (CT), CARBONO ORGÁNICO TOTAL (COT), CARBONO INORGÁNICO TOTAL (CIT) Y NITRÓGENO TOTAL (NT)

Los porcentajes de carbono orgánico e inorgánico total y de nitrógeno de las muestras sedimentarias, fueron determinados con un analizador elemental CNHS/O Perkin Elmer 2400 series II, en el modo CNH. Para la determinación de CT y NT, 10 mg de muestra fueron sometidos a una temperatura de 980 °C. Los gases liberados como el CO₂, H₂O y N son separados usando cromatografía, y detectados a través de la conductividad térmica. La medición CIT se realizó a temperatura ambiente agregando ácido fosfórico (H₃PO₄) al 10 % a 10 mg de muestra. Durante este proceso, el carbono de la fracción carbonatada fue liberado y detectado. Finalmente, la cantidad de COT se calculó mediante la diferencia entre el CT y el CIT.

El contenido de COT y NT existente en el sedimento es función de la producción orgánica (acuática ó terrestre), de la tasa de sedimentación, y de la actividad bacteriana (Meyers & Lallier-Vergos 1999). Usando los porcentajes de ambos elementos se calcula la relación carbono – nitrógeno (COT/NT), un índice empleado para determinar la fuente de materia orgánica presente en los sedimentos lacustres. Mientras el fitoplancton presenta valores de COT/NT entre 4 y 10, las plantas vasculares presentan relaciones de 20 o más (Last & Smol 2001). Por su parte, relaciones COT/NT entre 13 y 15 sugieren una mezcla de algas y plantas vasculares en el sedimento (Meyers & Lallier-Vergos 1999).

4.2.2.2 ANÁLISIS MULTIELEMENTAL

Este análisis consistió en la medición de elementos traza en el sedimento a través de un Analizador de Fluorescencia de Rayos X (FRX) NITON XL3t – Thermo Scientific (Fig. 4.2). Esta técnica tiene como principio la emisión de rayos X característicos de cada átomo cuando son excitados por radiación electromagnética (Boyle 2000). De esta manera, los diferentes elementos químicos presentes en el paquete sedimentario son detectados y cuantificados en ppm (partes por millón). La medición elemental a una resolución de centímetro produjo un registro de alta resolución.



Figura 4.2. Medición de los núcleos sedimentarios a través del equipo de Fluorescencia de rayos X Niton XL3t.

4.2.3 CONTROL CRONOLÓGICO

Con el objeto de asignar una cronología al núcleo del Lago Ocotitalito, se tomaron cuatro muestras de sedimento para fechamientos radiométricos con ^{14}C . Las muestras fueron pre-tratadas, dos para dataciones de material carbonizado y las demás para dataciones de extractos de polen. Posteriormente, fueron enviadas al Beta Analytic Radiocarbon Dating Laboratory de la Universidad de Florida, E.U., donde fueron fechadas mediante la técnica ^{14}C por espectrometría de masas por aceleración (AMS por sus siglas en inglés) en muestra total. El método de ^{14}C AMS se basa en el conteo de átomos de ^{14}C y es ideal para fechar sedimentos con bajo contenido de material orgánico, como es el caso de los núcleos de sedimentos lacustres (Last & Smol 2001). Posteriormente, las fechas fueron calibradas de acuerdo a las curvas de “Fairbanks 0107”, que se basan en una conversión de años de radiocarbono, en años calendario antes del presente (AP de aquí en adelante) (Fairbanks *et al.* 2005). La relación edad/profundidad fue determinada por la interpolación lineal entre pares de fechas.

4.2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se calculó la media e intervalos de confianza del 95% para la susceptibilidad magnética y las variables geoquímicas. Adicionalmente, se hizo un Análisis de Componentes Principales (PCA siglas en ingles) con el fin de conocer de manera preliminar las relaciones entre la variables geoquímicas y magnéticas.

El PCA es una técnica de análisis descriptiva cuyo objetivo es representar las variables a lo largo de un número reducido de ejes ortogonales ó componentes principales. Los componentes principales son el conjunto de combinaciones lineales de las variables originales (concentraciones elementales y susceptibilidad magnética) que maximizan la varianza explicada por los datos (ter Braak 1986, Legendre & Legendre 1998). En tal sentido, el PCA proporciona la información necesaria para comprender el papel de las variables originales en la formación de los componentes principales y muestra las relaciones entre las variables en el espacio reducido. Dentro de este, la posición de una muestra de sedimento se determina por sus concentraciones elementales.

La representación gráfica del PCA permite describir de una manera comprensiva las relaciones entre las variables involucradas en él (planos de correlación), como también las distancias entre los objetos o muestras (planos de distancia). En el plano de correlación, cada variable aparece asociada a un vector, cuya magnitud representa su importancia relativa en términos de la variabilidad representada por la ordenación. El número de componentes a incluir en el grafico, se definió según el criterio de Kaiser-Guttman, que incluye solo aquellos valores propios por encima del promedio. Por su parte, el ángulo formado entre vectores asociados a variables muestra la asociación existente entre ellas. Así, los vectores que representan dos variables que se asocian positivamente conforman un ángulo agudo. En contraste, relaciones inversas entre variables producen ángulos obtusos

entre los vectores asociados. Finalmente, si el ángulo entre vectores es cercano a 90° , las variables asociadas a los vectores son independientes (Borcard *et al.* 2011). En el plano de distancias, se calcula la distancia euclidiana entre cada muestra. Por tanto, muestras de corta distancia presentan un patrón similar dado por las variables, mientras que muestras distanciadas reflejan diferencias en las variables (Legendre & Legendre 1998).

La identificación de patrones de cambio a través del tiempo se realizó mediante un análisis de densidad de probabilidad móvil a través de la serie de T_i . Para este análisis se interpoló la serie de datos a una resolución uniforme de ~20 años. Posteriormente, se ajustaron funciones de densidad de probabilidad no paramétricas (Venables & Ripley 2002) para ventanas sucesivas móviles de 500 años. El ancho de banda de cada una de las ventanas de análisis se definió como la desviación estándar de los datos contenidos en las mismas. Cada ventana se delimitó por la temporalidad referida aplicada sobre cada uno de los datos obtenidos de la interpolación como límite inferior. Para cada ventana, se calcularon las probabilidades asociadas con cada valor posible de T_i y se identificaron los cuantiles asociados a un intervalo de confianza del 95%. Cabe mencionar que el T_i fue seleccionado entre otros indicadores debido a que fue el elemento más sensible a los cambios climáticos ocurridos durante el Holoceno.

Todo el procesamiento estadístico fue realizado usando R (R Core Team 2013), especialmente el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2009).

4.3 RESULTADOS

4.3.1 MODELO DE EDAD

La cronología del núcleo del Lago Ocotulito se estableció a partir de cuatro fechas de radiocarbono AMS obtenidas a partir de extractos de material carbonizado y polen del sedimento, las cuales resultaron significativamente diferentes entre si (Tab. 4.1). La edad basal del registro se calculó en 9,485 años calibrados antes del presente (AP de aquí en adelante). La tasa de sedimentación se calculó entre dos horizontes fechados y varió entre 1.33 y 0.24 mm/año, con valores altos entre 540 y 250 cm, y bajos entre 250 cm y el techo del paquete sedimentario (Tab. 4.1). La relación entre edad y profundidad adoptada para el núcleo estuvo basada en edades calibradas e interpolación lineal entre fechas continuas (Fig. 4.3).

Tabla 4.1. Fechas de radiocarbono y tasas de sedimentación del núcleo sedimentario del Lago Ocotulito.

Profundidad (cm)	Tipo de material	Edad radiocarbono (años AP)	Edad (años cal AP)	Intervalo de confianza de 2σ (Cal AP)	Tasa de sedimentación (mm/año)
83.3	Material carbonizado	3230 \pm 30	3441	3379-3503	0.24
251.5	Material carbonizado	6380 \pm 30	7302	7230-7374	0.43
351.1	Polen (extraído)	7260 \pm 40	8067	7957-8177	1.3
540	Polen (extraído)	8490 \pm 40	9485	9453-9541	1.33

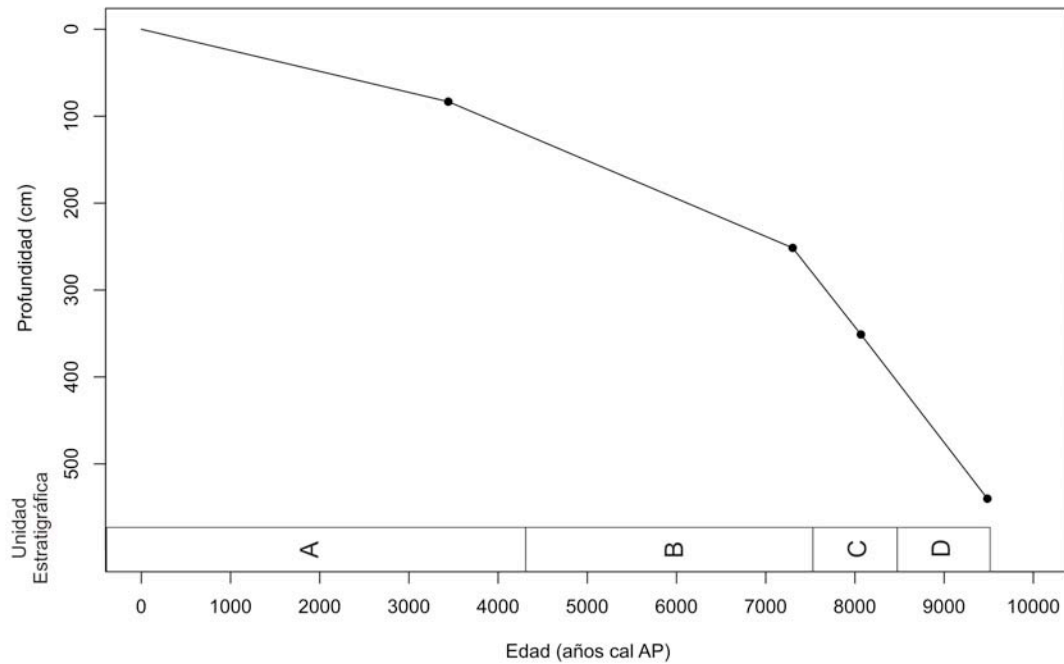


Figura 4.3. Modelo cronológico para el perfil estratigráfico de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotralito. Los puntos sólidos son edades de radiocarbono calibradas antes del presente y las líneas corresponden a la interpolación lineal entre pares de fechas continuas.

4.3.2 ESTRATIGRAFÍA

Con base en características de textura y color de los sedimentos, así como en la identificación de secciones laminadas y sedimentos masivos se dividió la columna estratigráfica en cuatro unidades (Fig. 4.4). A continuación se presentan las características principales de cada una de ellas.

Unidad D (540 - 400 cm): conforma la parte basal del registro y se compone de dos subunidades. La primera subunidad estuvo caracterizada por limos arcillosos masivos que se presentaron entre 540 – 515 cm y 500 - 400 cm. La segunda subunidad corresponde a una franja de 15 cm (de 515 – 500 cm) con una textura limo arenosa con presencia de ostrácodos.

Unidad C (400 – 312 cm): compuesta principalmente por limo masivo oscuro con presencia de bandas claras en una franja de 15 cm (de 330 – 312 cm). Estas bandas tuvieron una fuerte reacción al HCl, sugiriendo presencia de carbonatos.

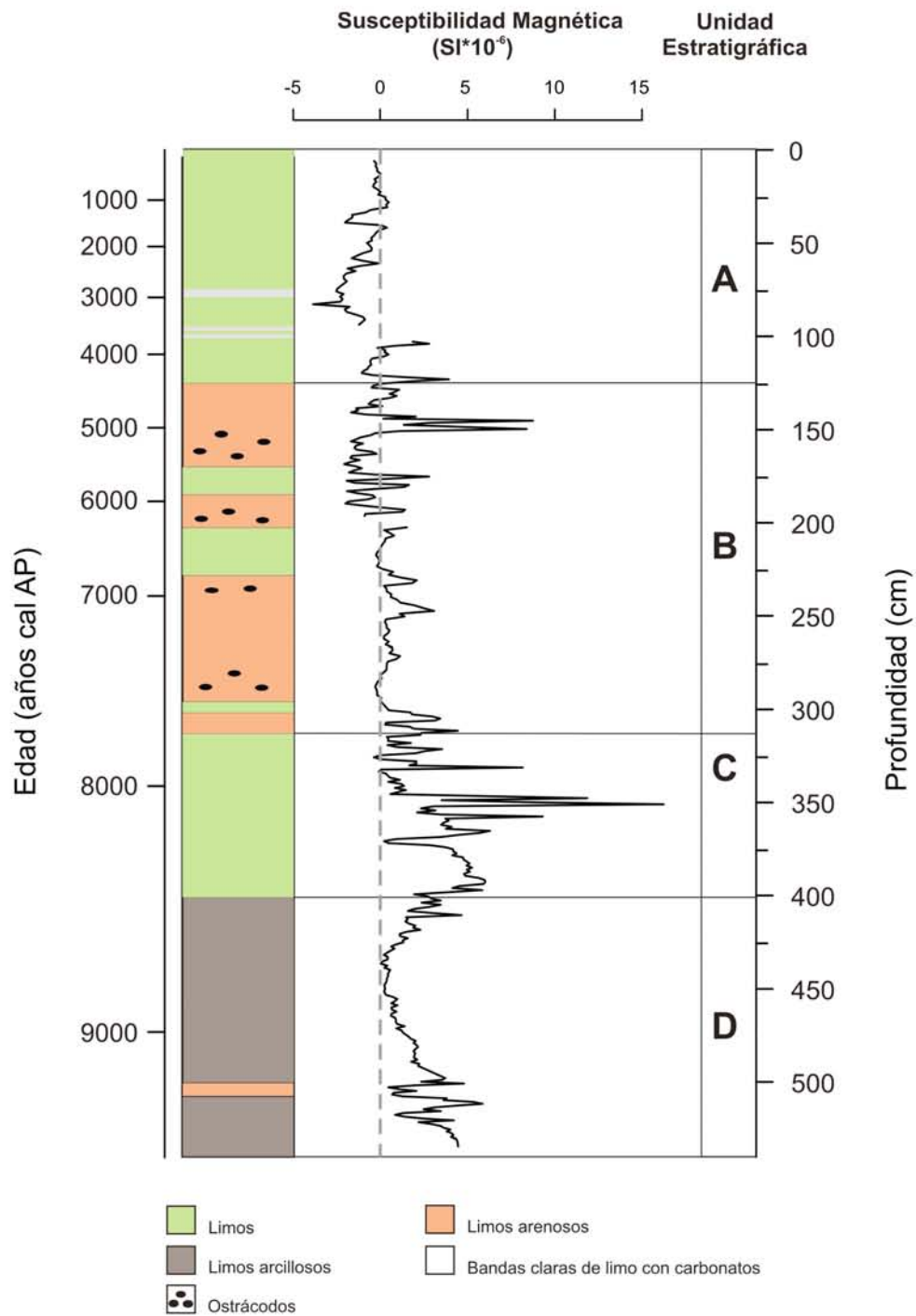


Figura 4.4. Perfil estratigráfico y análisis de susceptibilidad magnética de los sedimentos del lago Ocotulito.

Unidad B (312 – 125 cm): dominada por limo masivo de colores grises y verdes, mucho mas claros que la unidad anterior. Además, presentó bandas limo arenosas con alta abundancia de ostrácodos y presencia de carbonatos.

Unidad A (<125 cm): conforma el techo del núcleo y está compuesta por limo masivo de coloración oscura rico en materia orgánica particulada. Presentó una franja compuesta principalmente por bandas claras entre 100 – 80 cm, con presencia de carbonatos evidenciada en fuerte reacción al HCl.

4.3.3 REGISTRO MAGNÉTICO Y GEOQUÍMICO

4.3.3.1 SUSCEPTIBILIDAD MAGNÉTICA

Los valores de susceptibilidad magnética (SM) oscilaron entre -3.84 y 16.25 $\text{SI} \cdot 10^{-6}$ a lo largo de la secuencia sedimentaria, con una media de 1.16 $\text{SI} \cdot 10^{-6}$. Al comparar los valores de este indicador con la estratigrafía, se observó una relación con el tipo de sedimento presente. Valores altos de susceptibilidad resultaron asociados a estratos limosos, mientras que valores bajos fueron característicos de estratos limo arcillosos y ricos en materia orgánica. Además, estratos ricos en carbonatos y ostrácodos resultaron asociados a una señal magnética relativamente baja (Fig. 4.4).

La Unidad D (9,540 – 8,400 AP) presentó valores de SM entre 0.04 y 5.85 $\text{SI} \cdot 10^{-6}$, con valores intermedios asociados a sedimentos limo arcillosos y valores bajos asociados a la franja limo arenosa con presencia de ostrácodos (~9,200 AP). La Unidad C (8,400 – 7,800 AP) estuvo caracterizada por valores que oscilaron entre -0.35 y 16.25 $\text{SI} \cdot 10^{-6}$. Esta unidad presentó los valores más altos de SM de todo el registro, asociados a estratos de limo oscuros (~8,300 AP), mientras que los valores bajos se presentaron en ~8,000 AP. La Unidad B (7,800 – 4,400 AP) presentó una SM altamente

variable con valores entre -2.06 y $8.75 \text{ SI} \cdot 10^{-6}$. Entre 6,300 y 4,400 AP se presentaron valores bajos, en su mayoría negativos, asociados a estratos limo arenosos claros con intrusioniones de ostrácodos y carbonatos. Los pocos valores altos que se encontraron estuvieron asociados a estratos de limo masivo. Por último, la SM de la Unidad A ($< 4,400$ AP) presentó valores entre -3.84 y $3.92 \text{ SI} \cdot 10^{-6}$. Esta unidad presentó los valores más bajos de SM del registro ($-3.84 \text{ SI} \cdot 10^{-6}$) asociados a franjas de limo claro con presencia de carbonatos en 3,500, 3,000 y 1,200 AP. Por su parte, el limo con materia orgánica particulada en la cima del registro (últimos 25 cm) presentó valores de SM cercanos a cero.

4.3.3.2 ANÁLISIS DE COT, NT, COT/NT Y CIT

El carbono orgánico total (COT) alcanzó valores máximos de 19.5 % del sedimento en la mitad del registro (300 cm, $\sim 7,600$ AP, y en 40 cm, 1,700 AP) Igualmente, el nitrógeno total (NT) presentó máximos de 1.57 y 1.41 % en las mismas profundidades que el COT (Fig. 4.5). Ambos parámetros mostraron patrones similares a lo largo del registro, presentando una disminución en sus valores entre 480 y 320 cm ($\sim 9,200$ a $\sim 7,800$ AP) y un mínimo absoluto de 5 % y 0.2 % para COT y NT respectivamente, en una profundidad de 100 cm ($\sim 4,000$ AP). Entre 300 y 170 cm (~ 7800 a ~ 6500 AP) los valores de COT y NT aumentaron continuamente, al igual que en los últimos 100 cm. En términos de las relaciones COT/NT, el valor más alto (25.3) se presentó a una profundidad de 70 cm ($\sim 3,000$ AP), antecedido y sucedido por valores estables cercanos a una media de 13.2 (Fig. 4.5).

El carbono inorgánico total (CIT) alcanzó un valor máximo de 5.7 % a 150 cm de profundidad del sedimento (~ 5000 AP). Este parámetro mostró un aumento sustancial en sus valores entre 320 y 100 cm ($\sim 8,000$ a $\sim 4,000$ AP), y valores cercanos a 1 % durante el resto del registro (Fig. 4.5). En las unidades de mayor contenido de materiales finos como arcillas y limos (unidad D y C), los porcentajes de COT fueron altos, mientras el CIT presentaba valores bajos. En contraste, materiales con mayor tamaño de

grano como los limos arenosos incluidos en las unidades B, el CIT presentó valores altos y el COT valores bajos (Fig. 4.5).

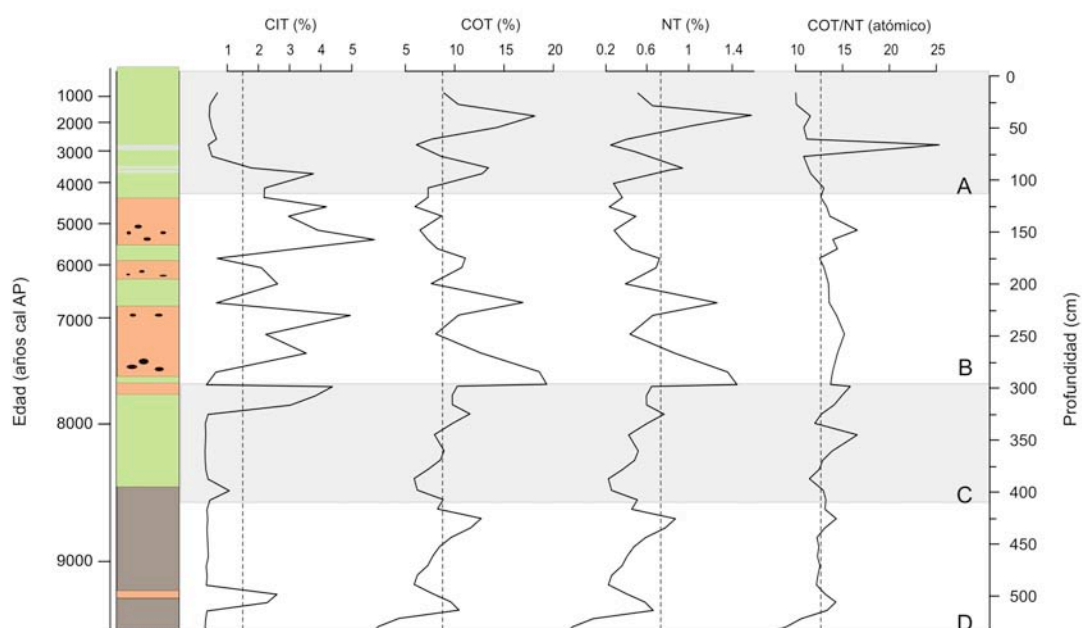


Figura 4.5. Carbono orgánico total (COT), carbono inorgánico total (CIT), nitrógeno total (NT) y relaciones COT/NT en el registro del Lago Ocotitalito. Bandas grises y blancas resaltan las diferentes unidades estratigráficas.

4.3.3.3 ANÁLISIS MULTIELEMENTAL

Mediante el análisis de fluorescencia de Rayos X se detectaron concentraciones de Zr, Sr, Rb, Pb, As, Zn, Cu, Fe, Mn, Ti, Ca, K, y Ba. Sin embargo, muchos de estos elementos no presentaron un registro continuo porque en gran parte de la secuencia sus concentraciones estuvieron por debajo de los límites de detección del instrumental utilizado. Así, para el análisis e interpretación de los resultados se seleccionaron los elementos más representativos (Fe, Ti, K y Sr), los cuales mostraron un registro relativamente continuo con una alta variabilidad a lo largo del registro (Fig. 4.6) y presentaron las siguientes concentraciones en orden descendente: Fe (0.009 – 5.66 %), Ti (92 - 2031 ppm), K (274 – 1950 ppm) y Sr (3.3 - 83 ppm).

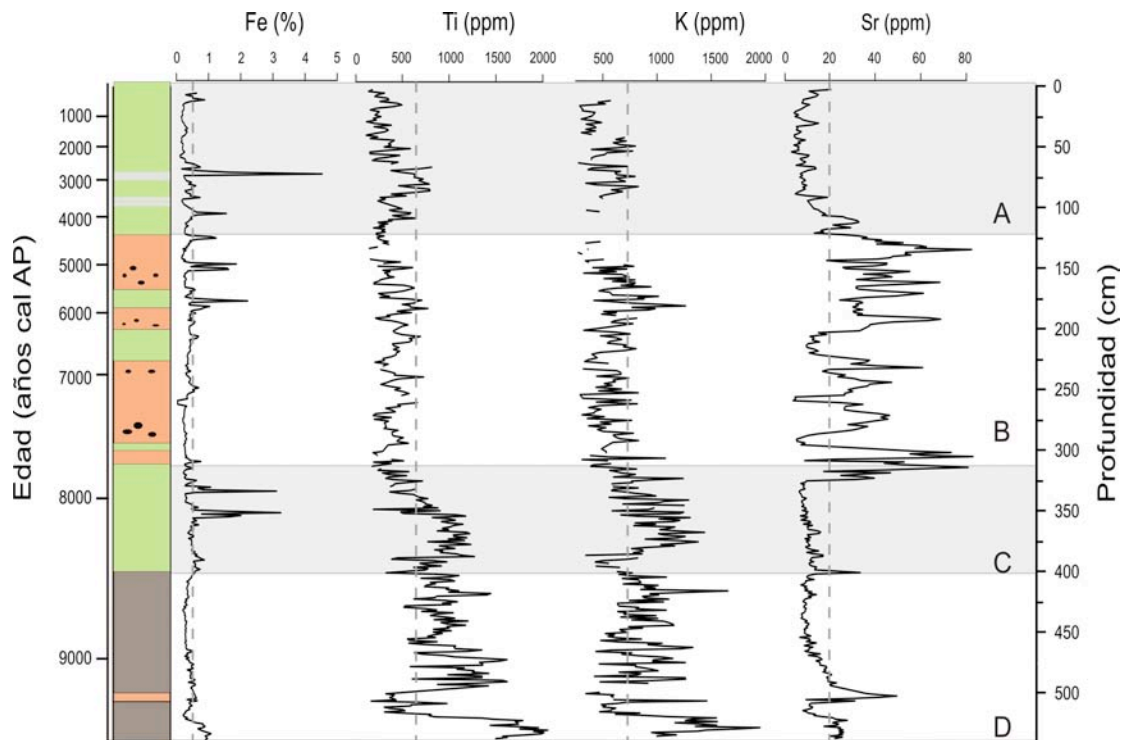


Figura 4.6. Análisis multielemental de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito. Bandas grises y blancas señalan las unidades litológicas.

Ti y K mostraron un comportamiento similar a lo largo del registro, alcanzando entre 9,540 y 9,200 AP sus valores más altos (2031 y 1950 ppm), así como los más bajos (301 y 343 ppm) (Fig. 4.6). Entre 9,200 a 8,000 AP, se observó un aumento en las concentraciones de Ti con un promedio de 931 ppm, así como de K que se mostró un promedio de 891 ppm. El Fe presentó valores bajos de 0.34% en promedio hasta 8,200 AP, mientras entre 8,200 y 7,800 AP sus concentraciones aumentaron (0.63%). En contraste al Ti y K, el Sr presentó valores bajos con un promedio de 11 ppm entre el inicio del registro y 8,000 AP. Durante los últimos 8,000 años, las concentraciones de Ti y K presentaron una disminución sustancial, con promedios de 374 y 550 ppm, respectivamente. El Fe disminuyó entre 7,800 a 6,000 AP a un valor promedio de 0.34 %, mientras que entre 6,000 y 3,000 AP sus concentraciones alcanzaron un promedio de 0.57 %, para posteriormente disminuir hacia el presente. Entre 8,000 y 4,400 AP, las concentraciones de Sr fueron altas, especialmente entre 6,000 a 4,400 AP, con un promedio de 34 ppm, y una disminución para los últimos 4,400 años con un promedio de 10 ppm.

4.3.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El análisis descriptivo de las variables permitió identificar al Fe como el elemento más abundante en el registro (media de 4593 ppm), seguido por el K (723.85 ppm), Ti (625.3 ppm) y Sr (21.33 ppm). La SM presentó valores altos a lo largo el registro con un valor medio de $11.57 \text{ SI} \cdot 10^{-6}$ (Tab. 4.2).

Tabla 4.2. Estadística descriptiva de las variables analizadas en la secuencia sedimentaria del lago Ocotitalito.

Variable	Media	Intervalo de confianza (95 %)	
		Inferior	Superior
Fe (ppm)	4593.31	4081.22	5105.40
K (ppm)	723.85	695.69	752.02
Ti (ppm)	625.33	587.23	663.42
Sr (ppm)	21.33	19.81	22.85
SM ($\text{SI} \cdot 10^{-6}$)	11.57	9.43	13.72

En el análisis de componentes principales (PCA de aquí en adelante), los valores propios de los dos primeros componentes (2.24 y 1.04) estuvieron por encima del promedio de todos los valores propios (1), y explicaron en conjunto el 66% de la varianza (Tab. 4.3). Por lo tanto, según el criterio de Kaiser-Guttman (Borcard *et al.* 2011) fueron seleccionados los dos primeros ejes en la representación grafica del PCA.

Tabla 4.3. Análisis de Componentes Principales basado en los valores de susceptibilidad magnética, Ti, K, Sr y Fe de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito.

	Componentes Principales			
	1	2	3	4
Valores propios	2.24	1.04	0.83	0.69
Proporción de varianza acumulada	0.45	0.66	0.82	0.96

La ordenación de las variables representadas por vectores en los dos primeros ejes principales, mostró que el Ti fue la variable más influyente en términos de la definición del eje a través del cual se expresó la mayor variabilidad de la base de datos. Adicionalmente, se evidenció una correlación positiva alta entre Ti y K, y una negativa entre Ti y Sr. Por su parte, SM y Fe presentaron una correlación positiva moderada, y independencia relativa respecto a las otras variables (Fig. 4.7).

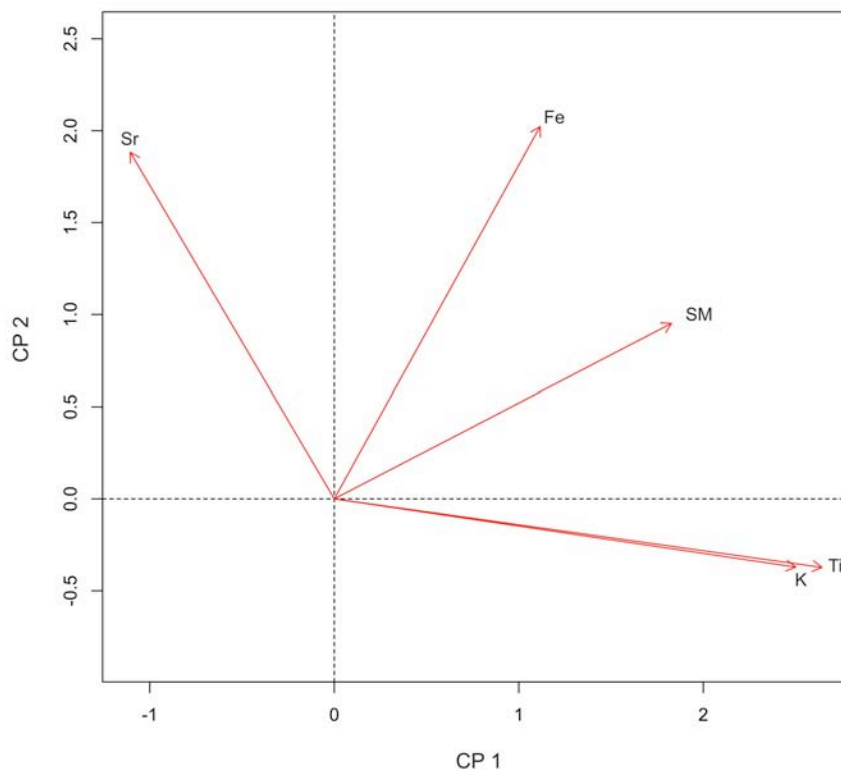


Figura 4.7. Representación del Análisis de Componentes Principales en el plano de correlación para variables geoquímicas y magnéticas. CP: Componente Principal; Ti: Titanio; K: Potasio; Fe: Hierro; Sr: Estroncio; SM: Susceptibilidad Magnética.

La ordenación de los objetos (muestras) en el plano de distancias permitió diferenciar cuatro zonas geoquímicas de muestras temporalmente contiguas que obtuvieron puntajes similares en los componentes 1 y 2 del PCA (Fig. 4.8). En el extremo positivo del Componente 1 del PCA fueron separadas las muestras con edades mayores a 9,200 AP, mientras que en el centro se ubicaron las muestras con edades entre 9,200 y 8,000 AP. En el extremo negativo, se ubicaron muestras con edades entre 8,000 y 4,000 AP, y menores a 4,000 AP. Además, se presentaron observaciones remotas dentro de cada zona que corresponden a muestras que presentaron mayor similitud con otros periodos. El establecimiento de esta delimitación facilita la interpretación del comportamiento de las variables geoquímicas y de susceptibilidad magnética a lo largo del registro sedimentario.

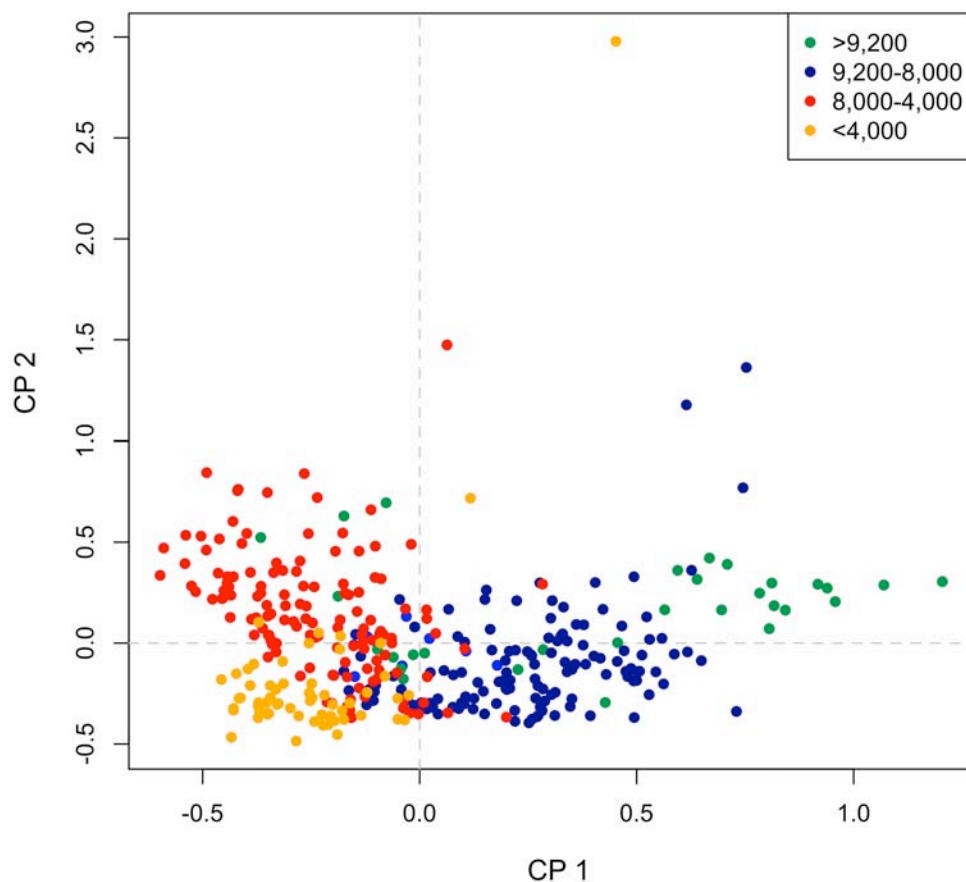


Figura 4.8. Representación de los dos primeros ejes de Análisis de Componentes Principales en el plano de distancias entre muestras. CP: Componente principal.

El análisis de densidad de probabilidad móvil aplicado a las concentraciones de Ti mostró periodos de alta variación a lo largo del registro (Fig. 4.9). Entre la base del registro y 7,800 AP, se presentaron altas probabilidades de que el Ti tome diferentes valores posibles, señalando un periodo de alta varianza. Igualmente, se presentaron dos periodos de alta variación entre 6,000 y 4,500, y entre 3,200 y 2,200 AP. Se presentaron movimientos de los valores de Ti hacia distribuciones multimodales (flickering), que corresponden a parpadeos en las medidas de tendencia central de los datos. Los parpadeos del sistema se presentaron en ~ 8950, 7800, 5000, y 2,500 AP.

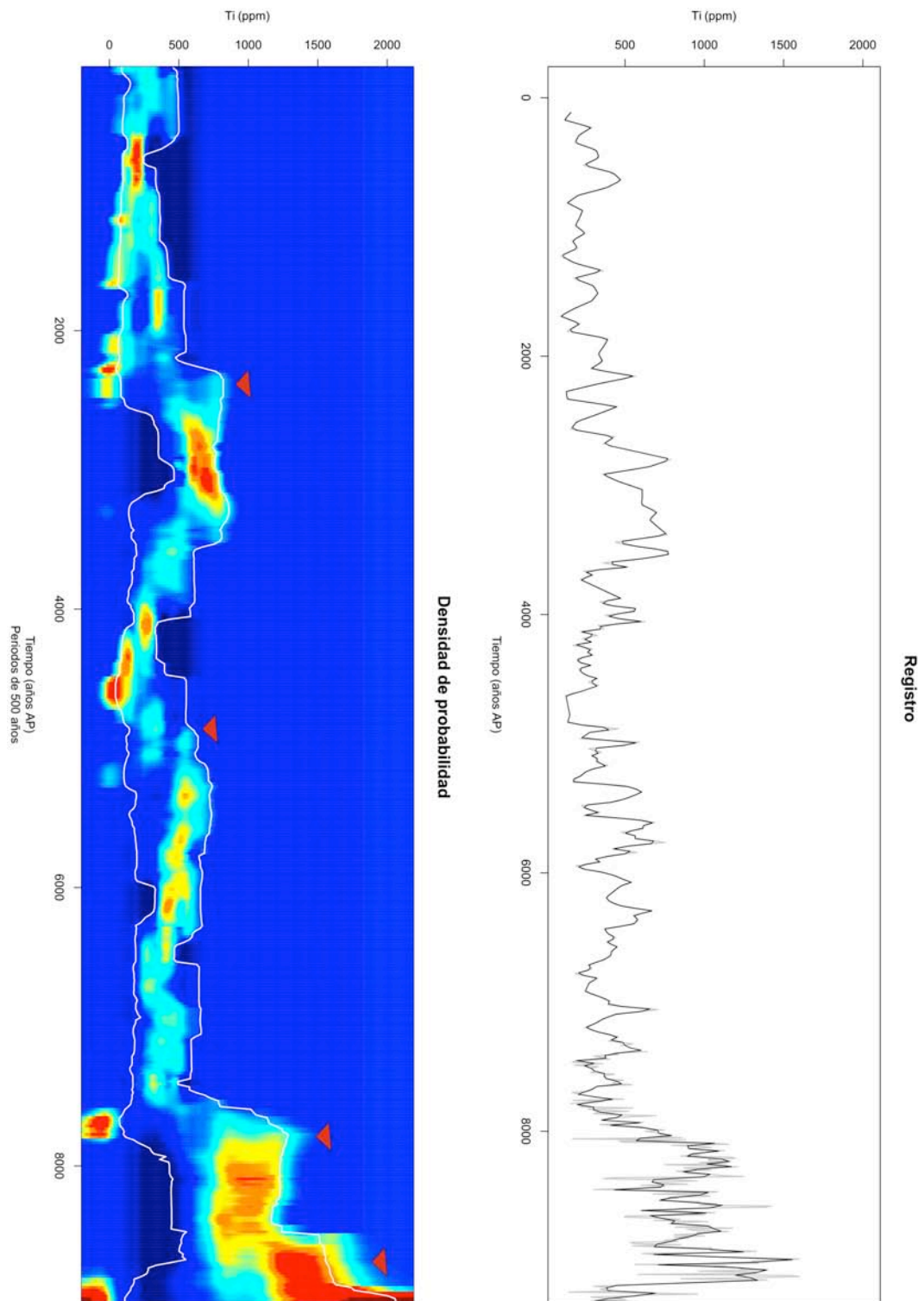


Figura 4.9. Análisis de densidad de probabilidad móvil a través del registro de Ti. Densidades de probabilidad altas se asocian a colores rojos, mientras las bajas a colores azules. Triángulos rojos señalan los parpadeos principales del análisis.

4.4 DISCUSIÓN

El registro geoquímico del Lago Ocotitalo ofrece indicios sobre la historia climática de la región de la Selva Lacandona durante los últimos 10,000 años. Los sedimentos depositados en el lago estuvieron compuestos por diferentes elementos detríticos, derivados del intemperismo y erosión hídrica, y de minerales carbonatados probablemente precipitados en condiciones de sequía. Los sedimentos recuperados del Lago Ocotitalo se caracterizaron por presentar texturas entre limos arcillosos y limos arenosos, cambios en tonalidades, y bandas claras en algunos tramos (Unidades B y A). Estas diferencias probablemente reflejan cambios en la energía de depositación del medio sedimentario y en las condiciones climáticas e hidrológicas de la cuenca al momento de la depositación (Perry & Taylor 2006).

Con base en la asociación entre los sedimentos e indicadores climáticos, se identificaron dos contextos principales de depositación. El primero correspondiente a un ambiente con mayor disponibilidad de humedad probablemente asociada con una alta pluviosidad, en el cual se depositaron sedimentos oscuros con gran cantidad de limos y arcillas, y minerales ferromagnéticos, característico del Holoceno temprano. El segundo se relaciona con un medio relativamente seco caracterizado por una precipitación estacional en el que se depositaron sedimentos claros de textura limo arenosas y altos contenidos de Sr, y de minerales diamagnéticos y paramagnéticos (Figs. 4.3 y 4.6). Este último se caracterizó por una alta variabilidad ambiental y aparentemente dominó desde el Holoceno medio hasta el Holoceno tardío. La presencia de texturas gruesas en el sedimento ha sido comúnmente asociada con mayores niveles de energía en el agente de transporte, a su vez relacionada con alta pluviosidad (Sun *et al.* 2002, Torres *et al.* 2005). Sin embargo, dado el tamaño del Lago Ocotitalo, es altamente factible que durante épocas secas la disminución del nivel del lago favoreciera la depositación de materiales de textura más gruesas en el sitio de la perforación dada una mayor cercanía del litoral al sitio de perforación (e.g. Cohen 2003). De igual manera, en la secuencia se observaron bandas

claras intercaladas con oscuras entre 320 y 80 cm del perfil (~7,600-3,500AP), las cuales probablemente reflejan épocas de una estacionalidad muy marcada en la precipitación derivada de un clima contrastante.

4.4.1 REGISTROS GEOQUÍMICOS Y MAGNÉTICOS COMO INDICADORES PALEOAMBIENTALES EN EL LAGO OCOTALITO

El Ti y K presentaron una alta correlación positiva y patrones de cambio similares a través del registro (Figs. 4.6 y 4.7). Esta relación no es sorprendente, pues ambos elementos están asociados con entrada de materiales terrigénicos al lago por procesos de erosión lineal y laminar (Jones & Bowse 1978, Woodruff *et al.* 2008, Roy *et al.* 2012). De manera contrastante, el Sr presentó una correlación negativa con Ti y K (Fig. 4.7), por lo que se asume que guarda una relación estrecha con la ausencia de los factores erosivos principalmente bajo temporadas de sequía. De hecho, el Sr es un elemento asociado a revestimientos de organismos carbonatados (*e.g.* ostrácodos) y minerales que precipitan en condiciones secas y de alta salinidad (Eugster & Hardie 1978). Así, en el contexto del presente estudio, en una zona donde el principal factor erosivo es la precipitación, el Sr puede ser interpretado como indicador de salinidad y sequía en el lago.

La susceptibilidad magnética (SM de aquí en adelante) ha sido tradicionalmente interpretada como un indicador de la intensidad de los factores erosivos que aportan sedimentos al lago (Dearing *et al.* 1985, Ortega *et al.* 2002), específicamente precipitación para el caso de la Selva Lacandona. Sin embargo, de ser este el caso, SM debería guardar una relación directa y positiva con Ti y K, lo cual no se cumple durante algunos periodos del registro sedimentario (*e.g.* entre 9200 y 8600 AP). La señal de SM se produce en gran parte por el Fe que, a diferencia del Ti, es un elemento inestable susceptible a diagénesis en condiciones reductoras. Mientras en condiciones de anoxia el Fe se presenta en forma soluble (Fe(II)), cuando hay disponibilidad de oxígeno, éste se presenta en forma oxidada (Fe(III)). Dado que la disponibilidad de oxígeno se ve afectada por el

nivel del lago y/o la estratificación térmica y condiciones de mezcla de la columna de agua (Kasper *et al.* 2013), la SM y el Fe podrían indicar procesos que no están directamente asociados a la intensidad del factor erosivo regional (la precipitación), sino mas bien con la disponibilidad de oxígeno en la interfase agua-sedimento. De hecho, el Fe ha sido utilizado frecuentemente como indicador de diferentes estados redox del agua (Williamson *et al.* 1998, Meyers & Lallier-Vergos 1999, Kasper *et al.* 2013).

Las propiedades magnéticas del sedimento (SM) están controladas esencialmente por la conjunción de procesos erosivos y diagénesis temprana, principalmente de óxidos de hierro como la hematita (Dearing *et al.* 1985). Así, es posible reconciliar las relaciones que se encontraron entre Ti, K, Fe y SM en la secuencia sedimentaria estudiada: mientras los dos primeros reflejan aporte de sedimentos, el tercero refleja disponibilidad de oxígeno en la interfase agua-sedimento, lo que explica la relación estadística existente que se acerca a la independencia (Fig. 4.7). De manera distinta, SM representa un balance entre aporte sedimentario y procesos diagenéticos, cada uno dominando ciertas temporalidades con condiciones ambientales particulares.

En términos generales, el Eje 1 del PCA, que explicó el 45% de la varianza de los datos (Tab. 4.3), mostró una estrecha relación con los indicadores de aporte detrítico (Ti, K). Así, los puntajes asignados a las muestras en este eje podrían interpretarse como indicadores de procesos erosivos, que en el área de estudio son resultado principalmente de la erosión superficial producida por los procesos de escorrentía derivados de la precipitación. Si bien, como ya se expresó anteriormente, Ti y K pueden ser utilizados individualmente como indicadores de estos procesos, su conjunción a través de los puntajes del Eje 1 solidifica la interpretación ambiental.

En relación al Eje 2, su interpretación es menos obvia dadas sus relaciones menos directas con respecto a los elementos usados para la interpretación (Fig. 4.7). Sin embargo, es probable que, dada su relación con Sr y Fe, este eje guarde una relación negativa y no lineal con la profundidad de la columna de agua del lago.

Por otro lado, el COT de la secuencia sedimentaria presentó picos importantes durante los últimos 7,800 años (Fig. 4.5). Este indicador está usualmente relacionado con los procesos biológicos asociados con la descomposición de la materia orgánica durante la diagénesis temprana (Meyers 2003). Una mayor disponibilidad de oxígeno en la interfase agua-sedimento del lago ayuda la degradación de detritos orgánicos, mientras la anoxia dificulta la degradación de los mismos y lleva a la conservación de la materia orgánica (Kasper *et al.* 2013). Mientras en el ambiente de depositación altamente pluvial los valores de COT fueron relativamente bajos, en el contexto ambiental seco se presentaron valores altos. Probablemente, el efecto de la dilución del COT durante periodos de alta erosión y aporte de material sedimentario a la cuenca pudo ocasionar concentraciones bajas de este elemento. Por su parte, el CIT es una medida indirecta del contenido de carbonatos y por ende, al igual que el Sr, refleja la presencia de valvas de ostrácodos y/o la cantidad de carbonatos autigénicos que precipitan en condiciones de sequía (Eugster and Hardie 1978). De hecho, los resultados derivados de la secuencia sedimentaria estudiada muestran coincidencias importantes en términos de los picos máximos de Sr y CIT, ofreciendo elementos adicionales que fortalecen la identificación de épocas de sequía.

Finalmente, las relaciones atómicas COT/NT mostraron un comportamiento relativamente invariable a través de toda la secuencia, a excepción de un pico considerable en los 70 cm de profundidad. En el sentido de la interpretación tradicional, relaciones altas (bajas) de COT/NT indican que la materia orgánica proviene principalmente de fuentes terrestres (acuáticas) (Meyers 2003), los resultados indican que la proveniencia de la materia

orgánica fue más o menos la misma a través de todo el Holoceno. Sin embargo, esta relación también podría estar indicando disponibilidad de oxígeno en la interfase agua-sedimento, pues valores bajos de COT/NT también podrían estar asociados con mayor disponibilidad de oxígeno que favorecería la descomposición de la biomasa terrestre (Kasper *et al.* 2013). Dada la evidencia ofrecida por los otros indicadores, es posible que mientras el valor mínimo presentado por esta relación en el fondo del núcleo estuviera asociado a un cuerpo de agua somero, los valores del resto de la secuencia estuvieran asociados con la proveniencia de la materia orgánica.

4.4.2 CAMBIOS HIDROLÓGICOS Y CLIMÁTICOS EN LA CUENCA DEL LAGO OCOTALITO DURANTE EL HOLOCENO

Como ya fue planteado, el registro sedimentario del Lago Ocotitalito evidencia dos regímenes pluviales contrastantes, cada uno de ellos con su propia variabilidad interna. Durante el Holoceno temprano (desde la base de la secuencia sedimentaria hasta 7,800 AP), el clima regional estuvo caracterizado por condiciones pluviales relativamente altas. De manera diferente, desde ~8,000 AP hasta el presente, el clima se ha caracterizado por condiciones más secas en promedio, pero con una alta variabilidad climática. Es decir, durante este intervalo de tiempo han sucedido periodos húmedos y secos, estos últimos dominando durante los últimos 3,000 años (Fig. 4.11). El régimen pluvial de la primera parte del registro se caracterizó por un alto aporte de material detrítico o terrigénico evidenciado en altas concentraciones de Ti y K (Fig. 4.11). Por su parte, los registros de SM y Fe sugieren la presencia de condiciones reductoras en la interfase agua-sedimento, pues mientras el primero presentó valores relativamente altos a través del periodo, el Fe registró concentraciones muy bajas. Este comportamiento posiblemente derivó de un alto nivel del lago que generó condiciones anóxicas, resultando en disolución del Fe en la columna de agua. Así, se explicaría que el registro de SM pueda relacionarse con el aporte terrigénico de otros elementos magnéticos.

La base del registro (>9,200 AP), caracterizada por un sedimento denso de textura limo arcillosa, presentó evidencias de una alta intemperización en la cuenca reflejada en altas concentraciones de Ti, K y Fe, y baja productividad del lago (Figs. 4.5 y 4.6), además de la aparente ausencia de microfósiles lacustres. Este intervalo probablemente correspondió a la formación del lago, pues mientras Ti, K y SM sugieren un aporte importante de sedimentos producto de la erosión laminar originada por altos niveles de precipitación. En este caso, la relación COT/NT debería ser igualmente alta dado el alto aporte de materiales terrigénicos. Sin embargo, esta relación alcanza el mínimo absoluto en esta sección de la secuencia. En este sentido, es probable que la baja relación COT/NT indique que a pesar del alto aporte de materia orgánica de origen terrestre, existió un nivel bajo del lago asociado con su formación incipiente que permitió una alta oxigenación del fondo, y por ende, mayor descomposición de la materia orgánica (Kasper *et al.* 2013).

Entre 9,200 y 8,000 AP, se registran altas concentraciones de Ti y K y baja precipitación de carbonatos, evidenciada por los bajos valores de Sr y CIT, lo cual sugiere un periodo de alta pluviosidad que favoreció la descarga del material terrígeno, altas tasas de sedimentación (1.33 mm/año), y disolución de carbonatos (Tab. 4.1 y Fig. 4.11). Es probable que la cubeta lacustre se haya llenado por completo durante este periodo, proceso que coincide temporalmente con un aumento sustancial de los niveles de los lagos Petén Itzá (Curtis *et al.* 1998) y Chichancanab (Hodell *et al.* 1995), ubicados en las tierras bajas de la Península de Yucatán. Así, y como ha sido sugerido por otros autores (e.g. Rosenmeier *et al.* 2002), los datos derivados del registro sedimentario del Lago Ocotulito sugieren que este fue un periodo de estabilidad de los sistemas lacustres a nivel regional frente a las nuevas condiciones ambientales que llegaron con el comienzo del interglacial actual.

Entre 9,200 y 8,600 AP, se presentaron discrepancias entre la SM y el Ti y K, las cuales se reflejaron en una señal débil de la primera y altas concentraciones de los segundos. Estas discrepancias probablemente resultaron de la depositación de minerales altamente intemperizados, tales como arcillas, o una alta incidencia de óxidos de hierro sometidos a

condiciones reductoras temprana en la interfase agua-sedimento (Maher & Thompson 1999). Las condiciones reductoras o anóxicas son inferidas por las bajas concentraciones de Fe debido a la disolución de este elemento en el lago (Last & Smol 2001), y probablemente fueron el resultado de un alto nivel del lago y una fuerte estratificación térmica derivada de un mayor calentamiento de las aguas superficiales por mayor insolación de verano (Vázquez-Castro *et al.* 2008, Kasper *et al.* 2013). En la actualidad, en los lagos de la región, a partir de los 10 y 15 m de profundidad, se alcanzan condiciones anóxicas (Fig. 4.10). Así, es razonable especular que para ese momento, la columna de agua del Lago Ocotlito contaba con una profundidad mayor a 15 m. Incrementos en COT y COT/NT (Fig. 4.5) apoyan esta interpretación, sugiriendo que la ausencia de oxígeno en el fondo del lago favoreció la depositación rápida de COT, impidiendo la descomposición de la biomasa terrestre (altos valores de COT/NT). Posteriormente, entre 8,500 y 8,000 AP el aumento sincrónico de SM, Ti y K, sugiere una intensificación de las condiciones pluviales.

El periodo entre 8,000 y 4,000 AP se caracterizó por una disminución sustancial de la cantidad de humedad, de acuerdo a los registros de Ti que indican una posible reducción en la precipitación regional (Fig. 4.11). El nivel del lago disminuyó gradualmente, favoreciendo la precipitación de elementos carbonatados y el aumento de la salinidad (Sr y CIT). De hecho, valores altos de Sr y negativos de SM entre 6,000 y 4,000 AP sugieren alta salinidad y pérdida de la estratificación térmica del lago favoreciendo la oxigenación de la interfase sedimento-agua. A pesar de las condiciones secas que prevalecieron durante este periodo, se presentaron intermisiones húmedas evidenciadas por altas concentraciones de Ti y K. Las bajas concentraciones de Fe a través de todo el periodo sugieren que, a pesar de las condiciones relativamente secas, el nivel del lago permaneció lo suficientemente alto para conservar la estratificación térmica y condiciones anóxicas en el fondo. Sin embargo, el oxígeno disuelto medido en la columna de agua de varios lagos de la Selva Lacandona, muestran que entre 6 y 16 m de profundidad son suficientes para el establecimiento de zonas anóxicas de fondo (Fig. 4.10).

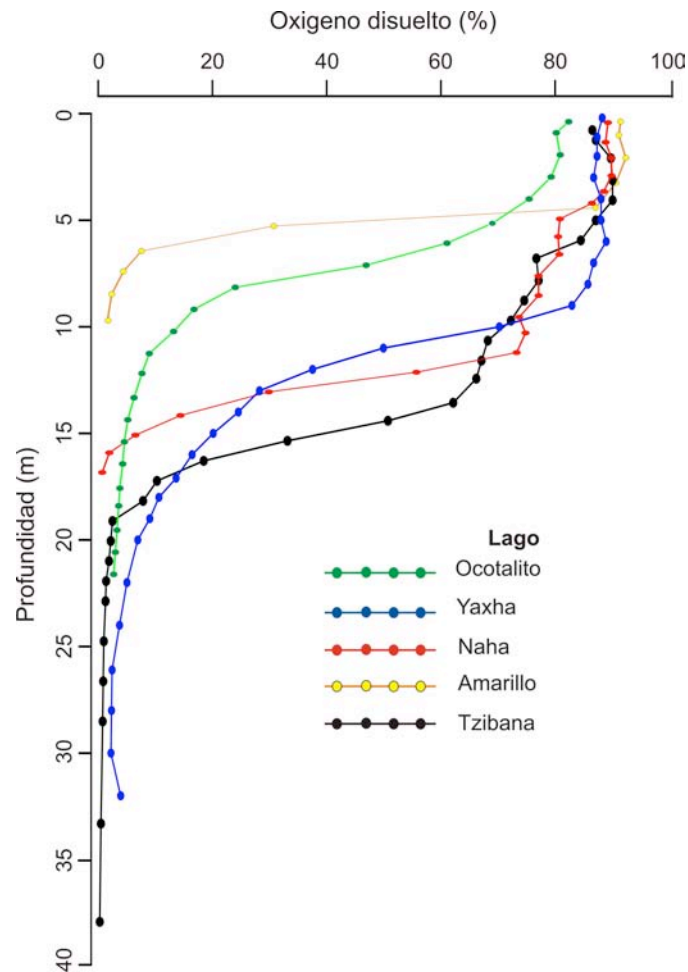


Figura 4.10. Perfil vertical de Oxígeno disuelto en lagos de la Selva Lacandona determinados en Julio de 2013. Ocotitalito (verde), Yaxha (azul), Nahá (rojo), Amarillo (amarillo), Tzibana (negro). Datos sin publicar, cortesía de M. Caballero Miranda.

A pesar de que los lagos presentan profundidades relativamente bajas, se produce una zona libre de oxígeno en el fondo. Por ejemplo, lagos poco profundos (10 m) como el “Lago Amarillo” presentan ausencia de oxígeno al fondo a profundidades de entre 5 y 10 m. Por lo tanto, es probable que durante periodos secos del Holoceno medio (entre 7,800 y 4,000), persistieran condiciones favorables al estableciendo de una zona libre de oxígeno en la interfase agua-sedimento, impidiendo así la precipitación del Fe. En síntesis, es posible que las intermisiones húmedas hubiesen jugado un papel importante en el mantenimiento de niveles lacustres altos, pero dada la evidencia derivada de los lagos modernos no es la razón más importante para explicar las bajas concentraciones de Fe aun en periodos de niveles bajos en los lagos.

Una explicación alternativa a las bajas concentraciones de Fe, y posiblemente más plausible, es que el material parental del área sea pobre en este elemento. De tal suerte, el aporte erosivo fue mínimo a través de todo el periodo de estudio. En este contexto, los incrementos detectados a través de la secuencia corresponderían a disminuciones de la columna de agua, durante el inicio de periodos extremadamente secos que permitieron la precipitación del Fe disuelto en la misma (Fig. 4.11). Durante este mismo periodo también fue evidente una disminución del COT, a pesar de presentar algunos aumentos puntuales. Esta tendencia pudo estar asociada a condiciones oxidativas durante los periodos de nivel bajo del lago, las cuales redujeron la estratificación térmica, propiciando la oxigenación en la interfase agua-sedimento y la subsecuente descomposición de la materia orgánica. Entre 5,500 y 2,500 AP, se intensificó la frecuencia de los picos de Fe evidenciando una mayor recurrencia de eventos de sequía extrema durante lo cuales se precipitó el Fe acumulado en la columna de agua durante las épocas relativamente húmedas (Fig. 4.11).

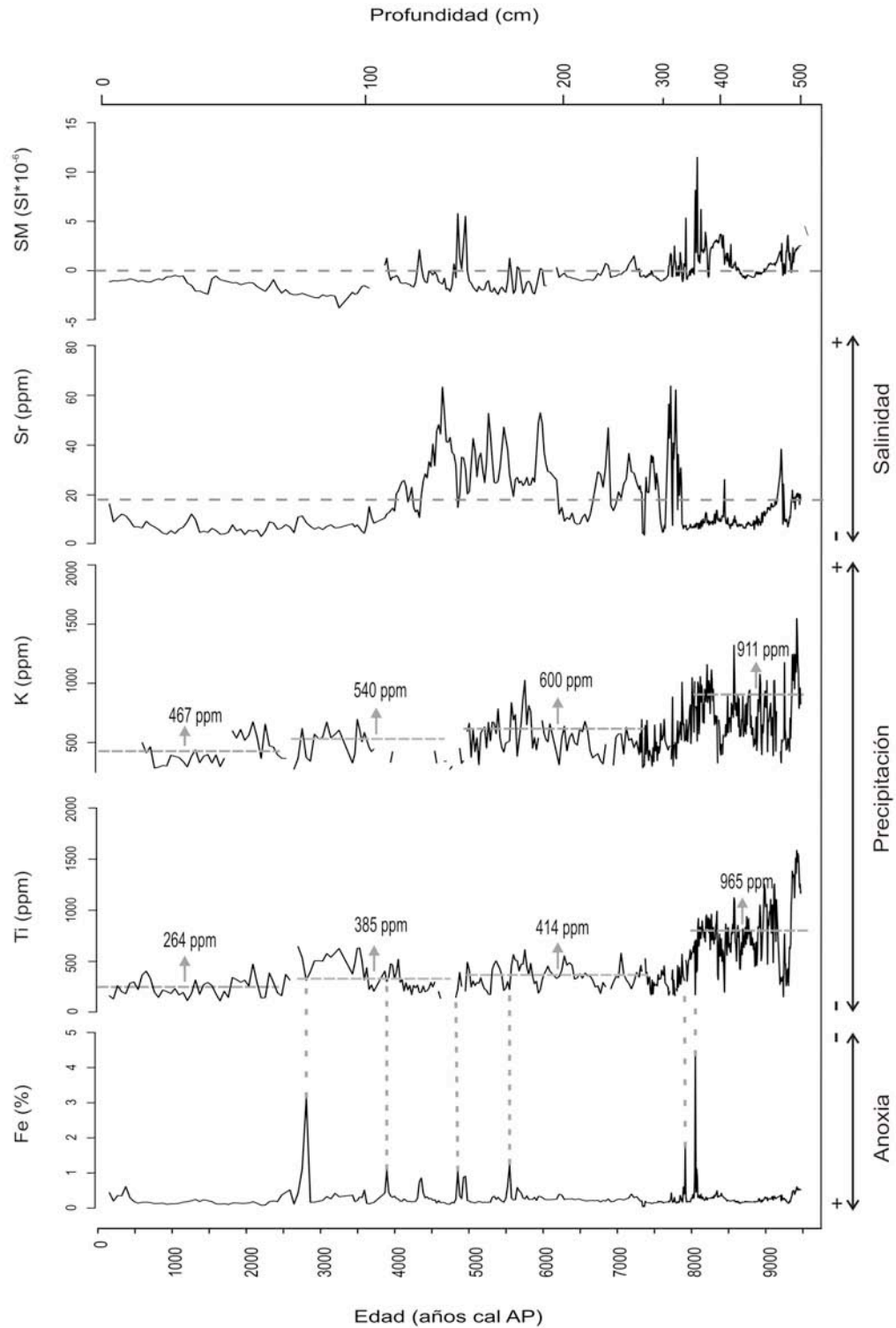


Figura 4.11. Indicadores paleoclimáticos del registro sedimentario del Lago Ocotlito en el contexto temporal. Fe: hierro; Ti: titanio; K: potasio; Sr: estroncio; SM: Susceptibilidad magnética. Las líneas discontinuas horizontales corresponden a la media de los datos.

Entre 4,000 AP y el presente, se redujo la tasa de sedimentación respecto al intervalo anterior (0.43 – 0.24 mm/año) (Fig. 4.4), así como en las concentraciones de Ti, K y SM. Estos indicadores sugieren un periodo de condiciones más secas y estables que los periodos precedentes (Fig. 4.11). Sin embargo, al parecer existió un periodo de disponibilidad de humedad moderada (altos valores de Ti) entre 3,500 y 2,500 AP con alta entrada de minerales diamagnéticos derivados de la erosión (e.g. cuarzo y carbonatos). Algunas investigaciones atribuyen estos cambios a un aporte de carbonatos alogénicos producto del aumento de erosión en suelos por deforestación y expansión de áreas de cultivo (Thompson *et al.* 1895, Dearing *et al.* 1985). Este proceso serviría para explicar las observaciones en el Lago Ocotitalito, dado que esta fue una época en la que comenzó la ocupación intensiva del territorio a nivel regional (Leyden 2002). Durante los últimos 2,500 años, se presentó una alternancia entre condiciones secas y húmedas. Dada la baja resolución del registro en esta sección de la secuencia, derivada de la baja tasa de sedimentación, y menor amplitud de los cambios registrados, estos son difíciles de interpretar.

4.4.3 EL REGISTRO PALEOCLIMÁTICO DEL LAGO OCOTALITO EN EL CONTEXTO REGIONAL: MECANISMOS DE CAMBIO CLIMÁTICO

Los indicadores geoquímicos y magnéticos de los sedimentos del Lago Ocotitalito sugieren que la Selva Lacandona estuvo sometida a un clima bastante húmedo entre 9,200 y 8,000 AP, probablemente constituyendo la época de mayor precipitación del Holoceno, una observación que coincide con diferentes registros geoquímicos y palinológicos del Caribe y Centro America (e.g. Leyden 1985, Hodell *et al.* 1991, Islebe *et al.* 1996, Curtis *et al.* 1998, Haug *et al.* 2001). Dicho periodo es consistente con una posición más al norte de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) durante el óptimo climático del Holoceno (Fig. 4.12) (Haug *et al.* 2001). Sin embargo, de acuerdo a los resultados aquí presentados, condiciones secas y variables prevalecieron en la Selva Lacandona a partir de ~8,000 AP, las cuales duraron hasta 4,000 AP (Fig. 4.12). Sin embargo, registros regionales indican

que condiciones húmedas dominaron desde el comienzo del Holoceno hasta ~4,500 AP, con una intermisión seca de corta duración entre ~8,200 y 7,800 AP (Hodell *et al.* 1991, Haug *et al.* 2001). Así, se plantea en apariencia una discrepancia en términos de la coherencia regional de la señal ambiental derivada del registro sedimentario del Lago Ocotitalito. No obstante, esta discrepancia se presenta únicamente en términos de la escala de los valores geoquímicos a través del registro. Si bien es claro que hasta 8,000 AP las condiciones fueron sustancialmente más húmedas, también es clara una tendencia decreciente de los valores de Ti, K y SM a través del Holoceno (Fig. 4.12). Esta tendencia sugiere una progresión a largo plazo hacia condiciones climáticas más secas, lo que reconcilia la reconstrucción aquí presentada con las tendencias generales que se han reportado para el Holoceno en el norte de la zona Neotropical (e.g. Hodell *et al.* 1991, Hodell *et al.* 1995, Haug *et al.* 2001).

La diferencia sustancial entre los valores promedio de las variables geoquímicas y magnéticas antes y después de 8,000 AP podría ser el resultado de cambios locales del sistema climático. En tal sentido, es probable que el clima del piedemonte de la Selva Lacandona haya presentado una respuesta no-lineal a las variaciones en los mecanismos de forzamiento climático. De acuerdo al análisis de densidad de probabilidad a través del tiempo, los intervalos de confianza más amplios de todo el registro se presentaron antes de 8,000 AP (Fig. 4.9). Este hecho evidencia una observación básica respecto a la amplia variabilidad del registro paleoclimático entre la base del registro y la edad referida. Posteriormente, los patrones de variabilidad del Ti se reducen sustancialmente (intervalos de confianza más estrechos). Tomando en cuenta que la tendencia general hacia valores más bajos de Ti se mantiene antes y después de 8,000 AP, este punto temporal podría estar representando un punto de inflexión climático.

De acuerdo a la teoría de sistemas (Lenton *et al.* 2008, Lenton 2011) las características de los puntos de inflexión son: i) recobro lento de perturbaciones, ii) aumento de la autocorrelación, iii) aumento previo de la

varianza, iv) aumento del sesgo en la distribución de las variables diagnósticas del sistema, y v) movimiento de las variables diagnósticas hacia distribuciones multimodales (*flickering*). En el caso del registro sedimentario del lago Ocotralito, las tres últimas propiedades se presentan en el análisis móvil de densidad de probabilidad alrededor de 8,000 AP (Fig. 4.9), sugiriendo la presencia de un punto de inflexión en el sistema climático regional en este momento del tiempo. De hecho, puede observarse que las mismas características se presentan antes de 8,700 AP, formando un embudo con los intervalos de confianza desde la base del registro hasta 7,500 AP. Así, es claro que el comportamiento del sistema, evidenciado en el registro de Ti, presentó un proceso de estabilización a las condiciones holocénicas que duró por lo menos 2,500 años.

Diversas líneas de evidencia sugieren que alrededor de 8,200 AP se presentó un evento climático con efectos globales, conocido ampliamente como el evento de los 8,200 años (8.2 ka) (Cheng *et al.* 2009). Este evento se caracterizó por fuertes cambios en el sistema climático global, principalmente evidenciados en cambios en la temperatura superficial del Atlántico Norte (TSAN). A pesar de que no se conoce con exactitud los mecanismos que activaron este cambio de carácter global, se conjetura una entrada sustancial de agua dulce de lagos proglaciales en el Hemisferio Norte y un incremento de la descarga de bloques de hielo, que causaron un enfriamiento de la superficie del Atlántico Norte (Bond *et al.* 2001, Mayewski *et al.* 2004, Cheng *et al.* 2009). Aparentemente, este enfriamiento se propagó a nivel global a través de anomalías en la circulación oceánica, las cuales a su vez redundaron en cambios en la posición del frente de convergencia intertropical.

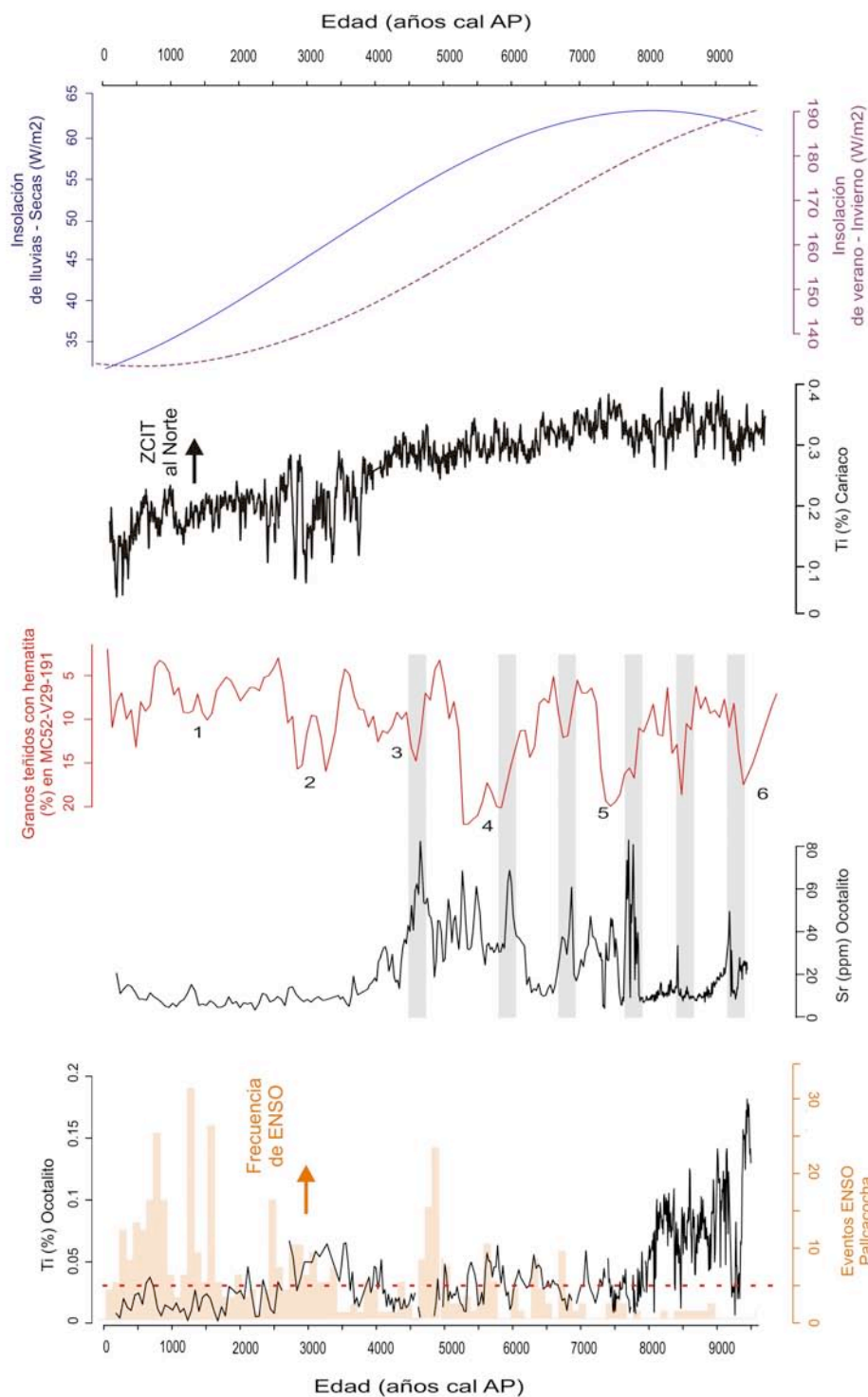


Figura 4.12. Comparación del registro de Ti y Sr del núcleo sedimentario del Lago Ocotralito con la insolación y otros registros climáticos regionales. En naranja, frecuencia de eventos de El Niño en una ventana de 100 años, del núcleo lacustre del Lago Pallcacocha (Moy *et al.* 2002). En rojo, porcentaje de granos de hematita teñidos en tres núcleos marinos del Atlántico Norte (Bond *et al.* 2001). En negro, porcentaje de Ti del núcleo marino de la Cuenca de Cariaco (Haug *et al.* 2001). En morado la insolación de verano-invierno, y en azul la insolación durante meses húmedos – secos a los 17°N.

En México, el evento 8.2 ka se ha asociado con disminución en los niveles lacustres y avances en los glaciales del Cinturón Volcánico en el Centro (Caballero *et al.* 2002, Lozano-Garcia & Vázquez-Selem 2005), mientras en la Península de Yucatán se ha caracterizado por inducir a una reducción sustancial de la humedad (Hillesheim *et al.* 2005). En la Selva Lacandona, el evento 8.2 ka se caracterizó por condiciones secas y una disminución sustancial del nivel de los lagos. Esta conclusión se deriva de la presencia del pico más importante de Fe de todo el registro (Fig. 4.11), interpretado como una caída del nivel del lago por debajo de los 10 m de columna de agua en el punto de la perforación.

Es posible que el evento abrupto 8.2 ka haya jugado un papel importante en la desencadenamiento del punto de inflexión detectado alrededor de los 8,000 AP (Fig. 4.10). De hecho, es de resaltar como el punto de inflexión anterior (detectado a ~8,950 AP) estuvo precedido de un cambio abrupto y condiciones extremas alrededor de ~9,300 AP. Así, durante el Holoceno temprano parece haberse configurado un patrón de cambios abruptos seguidos por puntos de inflexión.

Los cambios observados en el régimen climático durante el Holoceno temprano y medio surgieron un efecto importante de mecanismos de forzamiento asociados a cambios en la TSAN. Aparentemente, durante el Holoceno se presentaron eventos fríos en el Atlántico Norte, conocidos como ciclos de Bond, análogos a las oscilaciones que dominaron el último periodo glacial (Bond *et al.* 1997, Bond *et al.* 2001). Disminuciones en la TSAN habrían causado un desplazamiento hacia el sur de la ZCIT asociado a la ralentización de la corriente superficial del Atlántico (Bond *et al.* 2001), generando en teoría periodos secos en el norte neotropical (Peterson *et al.* 2000). Los efectos de estas fluctuaciones han sido raramente reportados para la zona neotropical. Sin embargo, los picos del registro de Sr del lago Ocotitalito presentan una coincidencia sistemática con picos de detritos en registros marinos del Atlántico Norte, indicativos de los relapsos de temperatura (Fig. 4.11). La sincronía entre el registro detrítico del Atlántico

Norte y el registro de Sr del Lago Ocotlito indica que cuando la TSAN disminuye, también lo hace la precipitación en la Selva Lacandona.

Una proporción significativa de la precipitación en el Sur de México y Centro America se encuentra relacionada con el aumento de la lluvias cuando la ZCIT se encuentra en su posición norte (Amador *et al.* 2006). El límite norte de este rasgo oceánico se encuentra definido por el gradiente energético latitudinal del planeta, el cual a su vez está definido por la distribución de la radiación solar a través del año. Así, se ha asumido comúnmente que existe una correspondencia entre la estacionalidad de la insolación, definida en términos de la diferencia entre los niveles de insolación entre verano e invierno boreales, y la disponibilidad de humedad en el norte de los trópicos (Hodell *et al.* 1991, Haug *et al.* 2001, Hillesheim *et al.* 2005, Correa-Metrio & Bush 2012) (Fig. 4.12). Independientemente del mecanismo causativo, parece evidente que el Atlántico Norte ejerció una influencia significativa sobre los patrones de precipitación de la Selva Lacandona, durante el Holoceno temprano y medio. Sin embargo, el efecto de los cambios en la TSAN sobre el sistema climático fueron menos importantes hacia los últimos 4,000 años (Fig. 4.12).

Durante los últimos 4,000 años, se presentó una disminución sustancial en la precipitación, coincidiendo con el desplazamiento progresivo hacia el Sur de la ZCIT (e.g. Hodell *et al.* 1991, Curtis *et al.* 1998, Haug *et al.* 2001) (Fig. 4.12). Adicionalmente, este periodo fue interrumpido por pequeños periodos húmedos que sugieren un mecanismo diferente de control climático. El calentamiento de la TSAN no fue asociado al aumento de la precipitación en la región, al contrario, las condiciones fueron aun más secas (Figs. 4.10). Por lo tanto, los cambios en el sistema climático durante el Holoceno tardío, sugieren la presencia de influencias climáticas adicionales, como ENSO, pudiendo controlar el arribo de humedad a la Selva Lacandona. De hecho, diferentes estudios paleoclimáticos sugieren que la actividad del Niño incrementó durante los últimos 5,000 años (Moy *et al.* 2002, Conroy *et al.* 2008), marcando el inicio de un periodo de alta variabilidad climática.

La comparación entre el registro de Ti del Lago Ocotralito y la frecuencia de eventos Niño inferidos del registro sedimentario del Lago Pallcacocha, Ecuador (Moy *et al.* 2002), muestran una correspondencia entre ambos registros. El aumento de la frecuencia de eventos Niño en ~3,500 AP, coincidió con una caída sistemática en las concentraciones de titanio (Fig. 4.12). Esto puede ser explicado por que en el Sur de México, la fase cálida del ENSO está asociada con una reducción sustancial en la disponibilidad de humedad (Magaña *et al.* 2003). Los cambios observados en el registro de Ti sugieren una reducción de la precipitación en la Selva Lacandona, que es interpretada como el resultado de una mayor actividad de eventos Niño durante el Holoceno tardío. Así, es posible que a partir de los ~4,000 AP los efectos de El Niño ejercieran un efecto sustancial sobre el clima regional de la Selva Lacandona, generando mayor variabilidad en la distribución anual de la precipitación y un incremento de la frecuencia de las sequías. Así, se confirma el papel que ha jugado El Niño en la modulación climática de Centro América, aunque también se sugieren futuros análisis que involucren otros registros sedimentarios.

En síntesis, la reconstrucción paleoclimática indicó que la Selva Lacandona ha pasado por dos importantes transiciones climáticas durante el Holoceno (ubicadas a los 7,800 y 3,000 AP). Ambas influenciadas por una reorganización de las interacciones océano/atmósfera y por la migración norte-sur de la ZCIT. La transición en ~3,000 AP hacia condiciones aun más secas que las anteriores, marcó el punto en el cual el arribo de la humedad a la Selva Lacandona se desacopla de los acontecimientos en el Atlántico Norte. Por lo tanto, los cambios modulados a través del ENSO en el Pacífico Tropical durante los últimos 4,000 años afectaron en mayor medida los regímenes de precipitación en Centro América, estableciendo las condiciones climáticas actuales.

4.5 CONCLUSIONES

¿Son indicadores de las condiciones climáticas e hidrológicas, los registros físico-químicos de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito?

Los resultados de este capítulo mostraron que las variaciones en los diferentes registros físico-químicos indicaron diversas condiciones ambientales locales y regionales en el área de estudio. Algunos indicadores documentaron como varió la humedad durante el Holoceno (Ti, K, y Sr), mientras otros, mostraron una sensibilidad a cambios en el nivel del lago (Fe, SM) y salinidad (Sr). Por lo tanto, los registros abióticos de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalito permitieron documentar las diferentes condiciones paleoclimatológicas y paleohidrológicas de la Selva Lacandona.

¿Fueron significativos los cambios climáticos ocurridos durante el Holoceno en la Selva Lacandona?

Durante el Holoceno se distinguieron periodos de cambio climático abrupto seguidos por puntos de inflexión en términos de la magnitud de la respuesta del sistema a los mecanismos de cambio climático. En este sentido se identificaron cuatro puntos de inflexión en el sistema climático de la Selva Lacandona a partir de las concentraciones de Ti del sedimento lacustre (9,000, 7,800, 5,000, 2,500 AP). Sin embargo, los cambios en el clima más influyentes ocurrieron a los 7,800 y 2,500 AP. En 7,800 AP se presentó una fuerte transición de condiciones húmedas hacia condiciones secas altamente variables, mientras que, en 2,500 AP se presenta un cambio hacia condiciones aun más secas. Estos eventos críticos, unidos a la varianza encontrada a lo largo de los registros geoquímicos, sugieren que el sistema climático de la Selva Lacandona durante el Holoceno pasó por claros periodos de inestabilidad climática.

¿Como ha sido la respuesta del sistema climático de la Selva Lacandona a los cambios en los mecanismos de forzamiento reconocidos a nivel regional para el Holoceno?

Los cambios observados en el clima de la Selva Lacandona fueron similares a los expuestos por diferentes registros paleoclimáticos de la Península de Yucatán, sugiriendo una correspondencia regional del clima. El sistema climático del piedemonte y las tierras bajas de la Península de Yucatán, al parecer se encontró influenciado por mecanismos similares, asociados a cambios registrados en el Atlántico y Pacífico tropical. Sin embargo, en algunos periodos, los cambios en el sistema climático del piedemonte del Selva Lacandona fueron más significativos que en las tierras bajas de la Península. Por lo tanto, se considera un efecto importante del gradiente altitudinal como modulador de los efectos del cambio climático.

En términos generales, la reconstrucción paleoclimática sugiere que, en escalas temporales mayores, el sistema climático de la Selva Lacandona está estrechamente asociado a las dinámicas del Océano Atlántico, ligadas al desplazamiento latitudinal de la Zona de Convergencia Intertropical. A escalas temporales menores, es probable que la actividad del sistema ENSO haya introducido alta variabilidad al clima regional.

CAPÍTULO 5. DINÁMICA DE LA VEGETACIÓN EN LA SELVA LACANDONA DURANTE EL HOLOCENO

5.1 INTRODUCCIÓN

La Selva Lacandona ubicada en la porción Este del estado de Chiapas representa la vegetación tropical más diversa, conservada y extensa de México (Miranda & Hernández 1963, March 1998). La alta biodiversidad en la región ha sido promovida principalmente por la ausencia de barreras biogeográficas, permitiendo que las plantas extendieran su distribución desde latitudes altas en Norte América a las bajas en Centro y Sur América (Rzedowski 1998, 2006). Por lo tanto, en esta zona es común encontrar representantes de vegetación neotropical (e.g. *Brosimum*, *Byrsonima*, *Cecropia* y *Psidium*) y boreal (e.g. *Pinus*, *Quercus*, *Alnus*). Sin embargo, como resultado de los cambios climáticos del pasado, dicha diversidad ha sido altamente dinámica.

El clima ha sido considerado como el principal factor en promover los procesos de migración, competencia y reemplazamiento de las especies durante el Cuaternario tardío (Davis & Shaw 2001, Correa-Metrio & Bush 2012). Sin embargo, estudios basados en evidencia palinológica señalan que las tierras bajas mayas han sido escenario de fuertes intervenciones antropogénicas, que llevaron a la expansión de hábitats abiertos durante los últimos 5,000 años (Leyden 2002, Wahl *et al.* 2006). Por lo tanto, los patrones de la vegetación moderna pueden ser el resultado de cambios ambientales históricos modulados principalmente por el clima y las actividades humanas. Esto sugiere que los cambios ambientales a escalas temporales mayores modulan los procesos dinámicos de la vegetación. Sin embargo, existen mecanismos alternos, incluso aleatorios, que pudieron afectar en gran medida la estructura de la vegetación moderna (Houlahan *et al.* 2007). Por lo

tanto, existe una necesidad de investigar a partir de registros fósiles, cuales son los principales factores estructurantes de las comunidades vegetales.

Actualmente, en la Península de Yucatán solo un estudio ha logrado identificar y cuantificar los diferentes mecanismos estructurantes de las comunidades vegetales a través de amplias escalas temporales (Correa-Metrio *et al.* 2014). Dicho estudio demuestra que las comunidades vegetales de la Península de Yucatán respondieron mayormente al clima durante los últimos 80,000 años. Aunque la aleatoriedad opero en algunas escalas espacio-temporales, no fue el principal factor condicionante de los patrones de la vegetación durante el periodo de tiempo en estudio.

Una manera de entender las dinámicas de la vegetación a través de escalas temporales centenarias y milenarias, es a través del uso de técnicas paleoambientales basadas en registros de múltiples indicadores (Birks & Birks 2006). La paleoecología utiliza evidencia geológica y biológica de depósitos fósiles para investigar la ocurrencia pasada, distribución, y abundancia de diferentes unidades ecológicas (especies, poblaciones, y comunidades) en una variedad de escalas temporales (Delcourt & Delcourt 1991). En tal sentido, el estudio de las comunidades de plantas y sus cambios a través del tiempo, ayudaran con nuestra comprensión de la historia, estructura y funcionalidad de los ecosistemas modernos. En la actualidad, los datos derivados de análisis palinológicos, no solo permiten reconstruir cualitativa y cuantitativamente los patrones de la vegetación pasada, también permiten poner a prueba las hipótesis ecológicas asociadas a los factores estructurantes de las comunidades vegetales (e.g. Correa-Metrio *et al.* 2014b).

Dentro de las herramientas paleoecológicas se encuentra el análisis de indicadores biológicos depositados en ambientes lacustres (Birks & Birks 1980). En especial, la palinología es una fuerte herramienta paleoecológica que suele representar la columna vertebral de las reconstrucciones paleoambientales. Existen varias razones por las cuales los granos de polen son buenos indicadores de condiciones pasadas. Los granos de polen se

pueden preservar por mucho tiempo debido a la estructura orgánica de su pared, ya que pueden resistir altas temperaturas y medios con pH variables (Faegri & Iversen 1989). Adicionalmente, el polen es altamente abundante en los sedimentos y proveen información sobre el cambio y abundancia de ciertas taxa en el sitio de depositación. Cuando se considera el conjunto total de granos de polen de una muestra de sedimento, se obtienen datos que permiten reconstruir las comunidades de plantas en el pasado. En este estudio, se presenta el registro de polen de mayor extensión temporal en la Selva Lacandona, que comprende los últimos 10,000 años.

El objetivo principal de este capítulo fue obtener un registro de polen de alta resolución del Lago Ocotolito, y así, reconstruir los cambios de la vegetación durante los últimos 10,000 años. Así mismo, se utilizó la reconstrucción previamente hecha del contexto ambiental (Capítulo 4), para estudiar las manifestaciones del clima y el hombre sobre la estructura de las comunidades vegetales. A partir de este estudio se busca dar respuesta a las siguientes preguntas de investigación.

¿Cuáles son los principales factores que han estructurado las comunidades vegetales de la Selva Lacandona durante el Holoceno?

¿Cuál ha sido el efecto de la variabilidad climática del Holoceno sobre la vegetación?

5.2 MÉTODOS

5.2.1 ANÁLISIS PALINOLÓGICO

El núcleo sedimentario del lago Ocotitalito fue muestreado uniformemente en 103 puntos para el análisis palinológico. Las muestras de sedimento fueron preparadas de acuerdo a protocolos estándar (Faegri & Iversen 1989), y separadas gravimétricamente para concentrar el polen y las esporas (Krukowski 1988). A cada muestra se le agregó una pastilla con aproximadamente 18,500 esporas de *Lycopodium clavatum* para controlar el volumen analizado y facilitar el cálculo de las concentraciones de polen (Stockmarr 1972). Una vez preparadas, las muestras fueron analizadas con un microscopio de luz transmitida ZEISS Standard 25 bajo magnificaciones de 400 y 1000x . Los conteos de polen se realizaron hasta llegar a una suma de 200 granos, excluyendo Moraceae, *Pinus*, y *Quercus*, los cuales usualmente resultan sobre-representados (abundancias relativas mayores a 33%) en el área de estudio , así como taxa acuáticos (Correa-Metrio *et al.* 2011a). Adicionalmente, el conteo fue suspendido sí al alcanzar un número de 2000 esporas marcadoras de *Lycopodium clavatum* (~10% de la muestra) no se había alcanzado la suma de polen, asumiendo que la baja concentración polínica es *per se* parte de los rasgos característicos del ambiente en el cual se depositaron (Correa-Metrio *et al.* 2011a). La identificación de los palinomorfos se realizo basados en claves palinológicas y bibliografía especializada (Roubik & Moreno 1991, Colinvaux *et al.* 1999).

Se calculó una matriz de porcentajes de polen basados en la suma de los granos para reducir el sesgo producido por las diferencias en las cuentas de polen. Finalmente, con la matriz de porcentajes, se construyó un diagrama estratigráfico mediante el uso del programa C2 (Juggins 2007) para la interpretación de los cambios en la vegetación. De igual manera, los conteos polínicos fueron transformados a concentraciones de polen mediante la

expresión $[P] = (18,500 \cdot CP) / (0.5 \cdot CL)$. En esta ecuación, [P] es la concentración de polen de un taxón en una muestra, CP y LC son el número de granos del mismo taxón y número de esporas del marcador exótico (*Lycopodium clavatum*) en la misma muestra, respectivamente.

5.2.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

A continuación se describen los análisis estadísticos que se realizaron sobre las muestras, todos ellos desarrollados en el paquete estadístico R (R Development Core Team 2012), con los paquetes *PaleoMAS* (Correa-Metrio *et al.* 2011b) y *vegan* (Oksanen *et al.* 2009).

5.2.2.1 ANÁLISIS MULTIVARIADO

Se realizó un Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA por sus siglas en inglés) (Hill & Gauch 1980) usando todos los taxa encontrados en el análisis de polen para resumir los cambios en el espectro de polen a lo largo del registro. Los ejes de la ordenación suelen ser interpretados como los principales gradientes ambientales que controlan la distribución de los taxa (e.g. Hill & Gauch 1980, Bush & Colinvaux 1990, Correa-Metrio *et al.* 2012a). Una característica del DCA es que las unidades de los ejes son desviaciones estándar (SD), las cuales pueden ser utilizadas para inferir cuantitativamente cambios ecológicos de la comunidad (Hill & Gauch 1980). Aunque el DCA se realizó utilizando todos los taxa, la matriz de porcentajes de polen fue sometida a un filtro de abundancia y persistencia que conserva los principales taxa a través de los cuales se manifiesta la variabilidad principal de conjuntos de datos, al tiempo que elimina el ruido causado por taxa raros (Correa-Metrio *et al.* 2010). Mediante este filtro se identificaron taxa terrestres con al menos 1 % (abundancia) que ocurren en al menos 10 % de las muestras (persistencia). Esto permitió reducir la dimensionalidad de la base de datos y facilitar la interpretación tanto del diagrama de polen como la representación

gráfica del DCA. Finalmente, en el diagrama de polen se establecieron zonas polínicas basadas en los puntajes del DCA (Bush & Colinvaux 1990, Correa-Metrio & Bush 2012).

5.2.2.2 RELACIONES DE VARIANZA EN LA VEGETACIÓN

Se calcularon relaciones de varianza (RVs) usando la matriz de concentraciones de polen para conocer los principales mecanismos que han estructurado las comunidades vegetales en el área de estudio (Schulter 1984, Correa-Metrio *et al.* 2014b). Estas relaciones consistieron en la división de la covarianza entre un grupo de taxa por la varianza total de los taxa individuales dentro del mismo. Las RVs fueron calculadas para toda la comunidad polínica y dentro grupos funcionales asignados de acuerdo a afinidades ecológicas de taxa parentales (Marchant *et al.* 2002, Rzedowski 2006). Cuando no hay covarianza entre taxa, la RV toma valores cercanos a uno, siendo en este caso la aleatoriedad el principal factor que estructura las comunidades. De manera distinta, si los taxa responden en una misma dirección a forzamientos ambientales, se esperaría que la asociación entre ellos sea positiva, generando una RV mayor a uno. Finalmente, si se presenta competencia entre taxa, éstos mostrarían asociaciones negativas y la RV estaría por debajo de uno. El error inducido por el uso de pastillas de marcadores exóticos en el cálculo de las concentraciones de polen fue tomado en cuenta en el cálculo de las RVs realizando 1000 repeticiones, dejando que las concentraciones variaran aleatoriamente dentro del error reportado ($\pm 4\%$). Consecuentemente, las RVs son reportadas dentro de un error posible en el cálculo de las concentraciones. La significancia de las RVs calculadas fue estimada a partir de una prueba de aleatorización (Legendre & Legendre 1998) con 1000 simulaciones, con hipótesis nula, la RV estimada es igual a la media de la distribución generada. Así, la significancia es medida con la comparación de la RV estimada con el intervalo del 95 % de la simulación (Correa-Metrio *et al.* 2014b).

Dado que las relaciones ecológicas podrían variar dependiendo del estado del sistema climático, las RVs también fueron calculadas y probadas para muestras estratificadas a partir de sus concentraciones de Ti (Capítulo 4). El Ti fue seleccionado para la estratificación dentro del conjunto de variables geoquímicas dado que indica la disponibilidad de humedad en el área de estudio. Este elemento ha sido validado como un indicador de la descarga detrítica al lago por procesos de erosión lineal y laminar, impulsados por aumentos en la disponibilidad de humedad (Torres *et al.* 2005, Woodruff *et al.* 2008, Roy *et al.* 2012). En relación a la secuencia sedimentaria, el Ti es una variable independiente al registro de polen por que no necesariamente depende de la composición de la vegetación. La estratificación de las muestras de acuerdo a los valores de Ti se hizo de manera no supervisada, dividiendo la base de datos en los cuartiles de esta variable geoquímica. Así, las muestras se clasificaron en cuatro grupos definidos exclusivamente por los valores de Ti. La estratificación propuesta en este análisis es válida porque el cálculo de la varianza y covarianza no requieren estructura temporal, simplemente evalúan si existen o no relaciones sistemáticas entre los taxa a lo largo de series de muestras aleatorias (Correa-Metrio *et al.* 2014b).

Finalmente, se evaluó la presencia y abundancia de cada taxón como una función de la disponibilidad de humedad expresada en las concentraciones de Ti de las muestras a una misma profundidad. Estos factores (presencia y abundancia) fueron evaluados usando modelos lineales generalizados en sus formas logística y Poisson (Gelman & Hill 2007, Bolker 2008). El modelo logístico permite predecir variables binarias como presencia-ausencia en función de variables independientes cuantitativas o cualitativas. Por su parte, el modelo Poisson ofrece una opción para evaluar abundancias, pues está basado en cuentas discretas que representan variables dependientes sin límite natural, pues no se basan en un número fijo de ensayos independientes.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 ANÁLISIS PALINOLÓGICO

Las cuentas de polen de la secuencia del Lago Ocotitalito variaron entre 317 y 1556 granos por muestra (con una media de 384 granos). Fueron identificados en total 120 palinomorfos que variaron desde el nivel específico (3), genérico (80), hasta el nivel de familia (37). Cinco taxa resultaron desconocidos, pero sus abundancias relativas resultaron menores a 1%.

5.3.1.1 ZONACIÓN POLÍNICA

Se definieron cinco zonas temporales de polen (Fig. 5.1) basadas en los puntajes del DCA para las muestras (Fig. 5.3). Cabe anotar que estas zonas de polen no corresponden necesariamente a periodos climáticos estrictamente delimitados, si no más bien a intervalos de tiempo representados por espectros de polen adyacentes y similares. Consecuentemente, las zonas de polen son adoptadas para facilidad en la descripción e interpretación de los resultados, y no para la definición de periodos naturales ecológicos o climáticos.

Zona I (540-480 cm, ~9,540-9,000 AP). En la base del registro (540-520 cm) se presentaron porcentajes altos de *Pinus*, *Quercus* y *Asteraceae*, y de taxa acuáticos como *Cyperaceae* y *Polygonum*. Sin embargo, entre 510 y 500 cm se presentó un aumento de *Melastomataceae*, *Clusiaceae*, *Trichilia* y *Alchornea* (Fig. 5.1).

Zona II (480-300 cm, ~9,000-7,800 AP). Presentó una alta abundancia de elementos arbóreos como *Moraceae*, *Araliaceae*, *Quercus*, *Trichilia* y *Alchornea*, mientras que *Pinus*, *Amaranthaceae* y *Asteraceae* disminuyeron sustancialmente (Fig. 5.1).

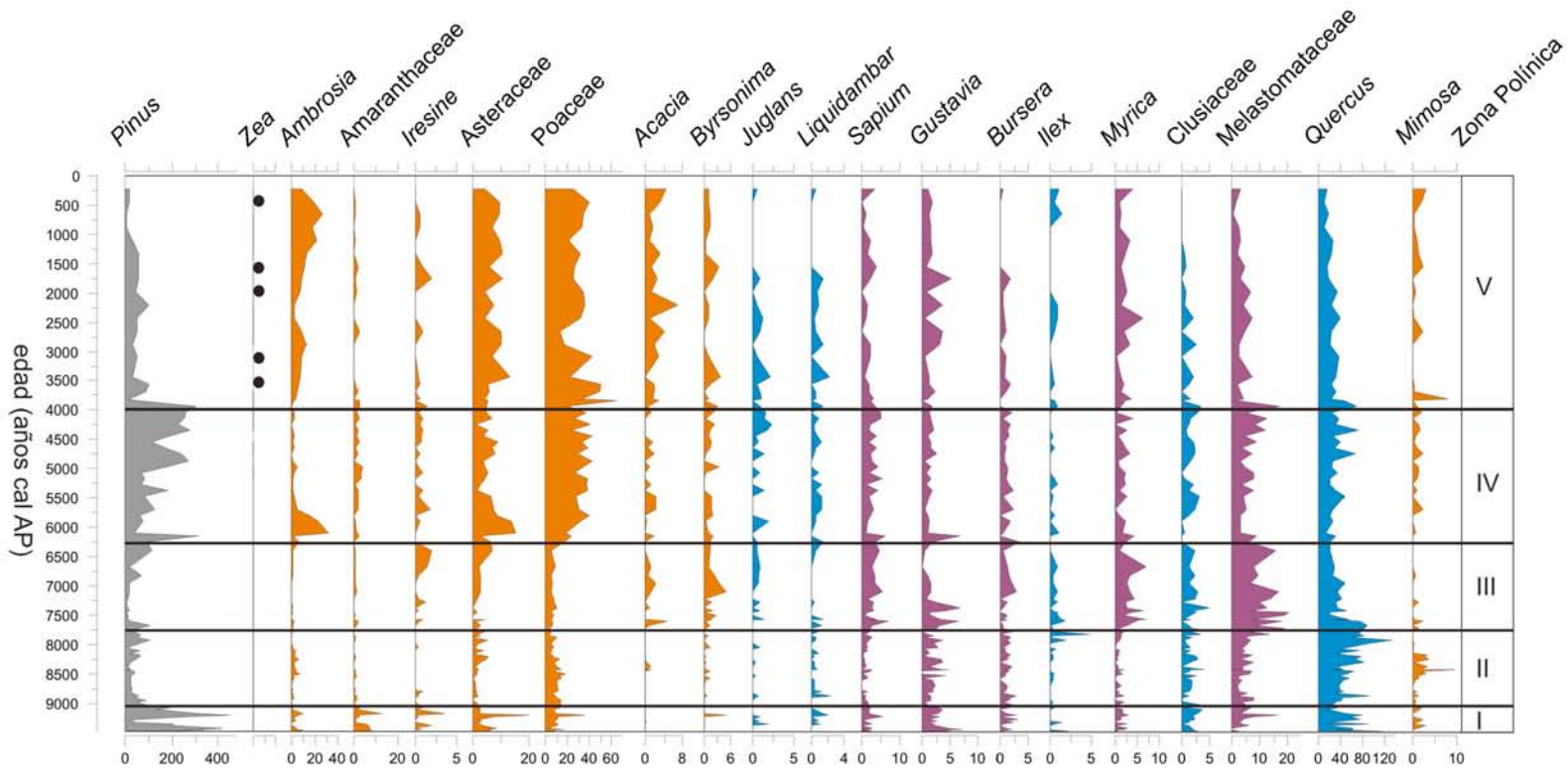


Figura 5.1. Diagrama de taxa polínicos seleccionados del núcleo sedimentario del Lago Ocotitalito en porcentajes.

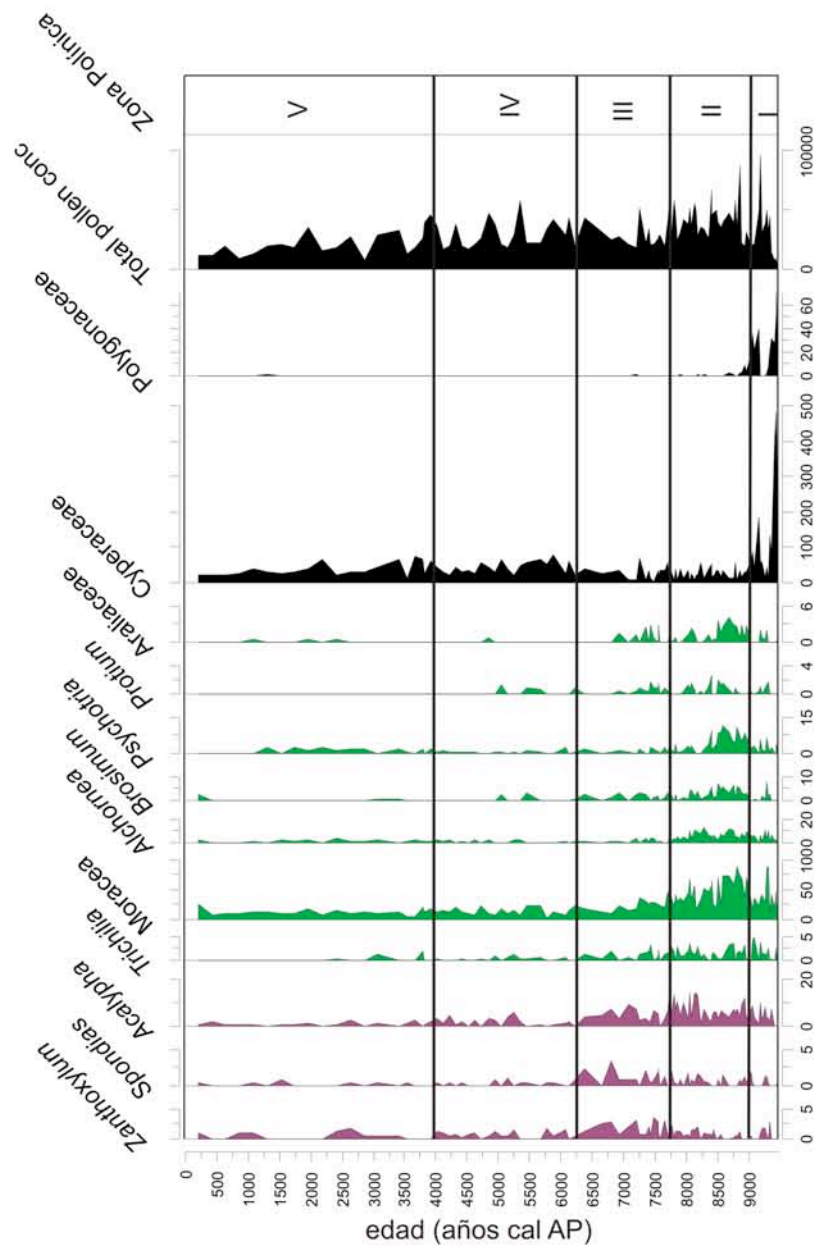


Figura 5.1 continuación. Diagrama de taxa polínicos seleccionados del núcleo sedimentario del Lago Ocotulito en porcentajes.

Zona III (300-204 cm, ~7,800-6,200 AP). Presentó un incremento de taxa como Melastomataceae, *Myrica*, *Sapium* y *Spondias*, mientras Moraceae y *Quercus* disminuyeron. Entre los elementos herbáceos y arbustivos con mayor proporción se encuentran *Iresine*, *Acacia* y *Byrsonima* (Fig. 5.1).

Zona IV (204-105 cm, ~6,200-4,000 AP). Entre los elementos con mayores porcentajes se encontraron *Pinus*, Poaceae, Asteraceae y Melastomataceae (Fig. 5.1).

Zona V (< 105 cm, < 4,000 AP). Presentó altos porcentajes de elementos herbáceos como Poaceae, Asteraceae, *Ambrosia* y *Mimosa*, y una disminución sustancial de *Pinus* y de elementos de vegetación arbórea. Además fue notable la presencia de *Zea mays*, mientras elementos como Araliaceae, *Protium* y *Brosimum*, desaparecieron del espectro de polen (Fig. 5.1). Sin embargo, durante los últimos 200 años aumentaron taxa tropicales y mesófilos como Moraceae, *Quercus*, *Alchornea* y Melastomataceae.

5.3.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

5.3.2.1 ANÁLISIS MULTIVARIADO

Los resultados del DCA mostraron una separación de los taxa en tres grupos a lo largo del primer eje (Fig. 5.2 y Tab. 5.1). Cabe resaltar que los tipos de vegetación no se ven necesariamente reflejados por taxa particulares si no por ensambles o conjuntos de taxa, los cuales a su vez tienen límites temporales (Bush & Colinvaux 1990).

Tabla 5.1. Análisis de Correspondencia sin Tendencia para el registro de polen del Lago Ocotitalito. Puntajes para los taxa más representativos en los Ejes 1 y 2, y valores propios y longitud de los ejes de la ordenación.

Taxón	Eje 1	Eje 2
<i>Pinus</i>	-1.14	-0.74
Amaranthaceae	-1.11	-0.87
<i>Iresine</i>	-0.75	0.6
Asteraceae	-0.58	1.61
Poaceae	-0.56	1.6
<i>Ambrosia</i>	-0.37	2.41
<i>Acacia</i>	-0.25	1.94
<i>Gustavia</i>	0.19	0.96
Clusiaceae	0.37	-0.58
<i>Myrica</i>	0.32	1.3
Melastomaaceae	0.45	0.21
<i>Quercus</i>	0.52	0.04
Moracea	1.51	0.15
<i>Alchornea</i>	1.6	-0.38
<i>Psychotria</i>	1.82	-0.22
<i>Protium</i>	2.42	-0.25
<i>Brosimum</i>	2.5	-0.25
Araliaceae	2.76	0.15
Valores Propios	0.24	0.12
Longitud	1.56	1.55

En términos de la ordenación propuesta, el primer ensamble de taxa se ubicó en el extremo positivo representado por Moraceae, Araliaceae, *Alchornea* y *Protium*. El segundo grupo se ubicó en el centro y es representado por Clusiaceae, *Myrica*, Melastomataceae y *Quercus*. Finalmente, el tercer ensamble se estableció en el extremo negativo, con elementos como *Pinus*, Amaranthaceae, Asteraceae y Poaceae. En relación al Eje 2, en el extremo negativo se presentaron elementos como *Trichilia*, Lecythidaceae, *Alchornea* y *Protium*, y el extremo positivo es caracterizado por Poaceae, Asteraceae, *Ambrosia*, *Acacia* y *Mimosa* (Fig. 5.2).

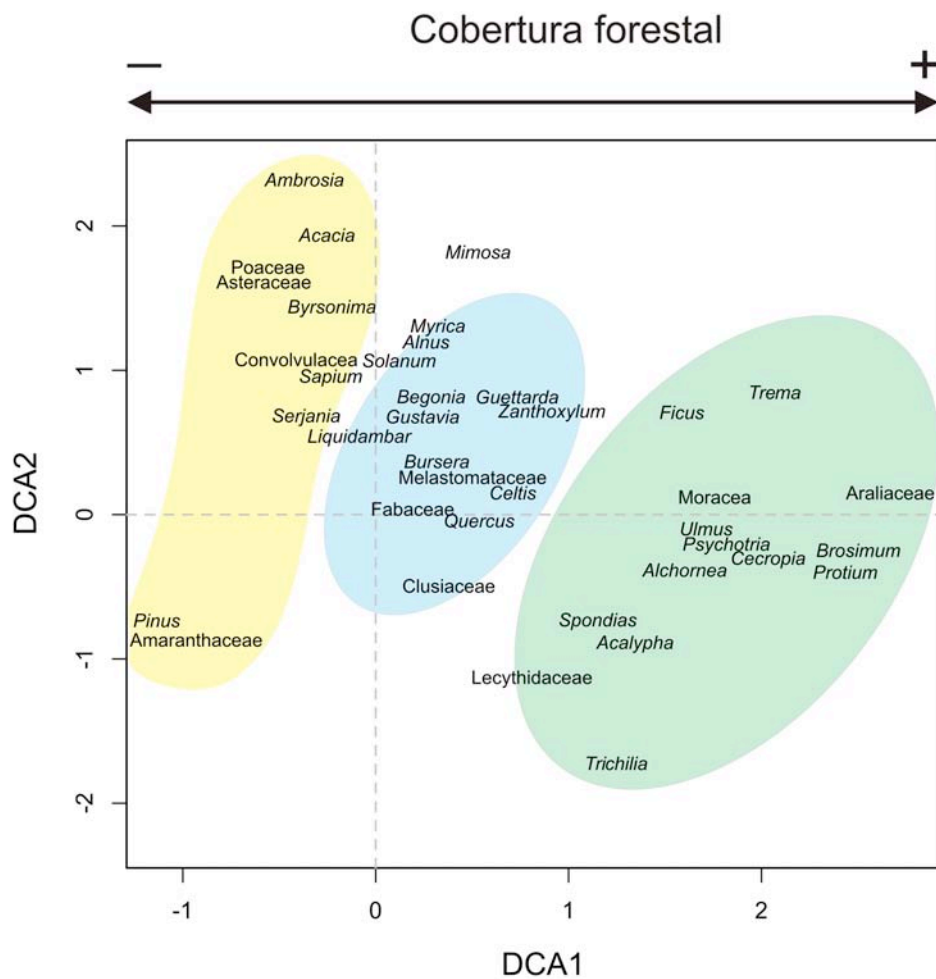


Figura 5.2. Ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia para el registro de polen del Lago Ocotitalo. Las áreas sombreadas agrupan los taxa según sus puntajes obtenidos en el Eje 1. En amarillo se agrupan los taxa con valores negativos extremos, en azul los taxa con valores cercanos a cero y en verde los taxa con valores extremos positivos.

Al graficar los puntajes obtenidos por el DCA para cada una de las muestras fue obtenida una secuencia temporal de los puntajes, la cual sirvió para definir las zonas de polen descritas anteriormente (Fig. 5.3). Adicionalmente, esta secuencia temporal combinada con la interpretación ambiental de la ordenación, ofrece una reconstrucción ambiental inferida a través de la vegetación. Por lo tanto, en la reconstrucción de la vegetación realizada anteriormente, también se describieron las tendencias de los puntajes del DCA a través del tiempo.

Entre 9,540 y 9,000 AP, los puntajes para las muestras en el Eje 1 del DCA, mostraron alta variación (-0.6 a 0.8), mientras en el Eje 2 fueron moderadas (-0.40 a 0.15) con un ligero sesgo hacia valores más positivos. Entre 9,000 y 7,800 AP, el Eje 1 presentó puntajes altos (0.58 en promedio), mientras para el Eje 2 permanecieron estables y cercanos a cero (0.05 en promedio). Entre 7,800 y 6,200 AP, los puntajes del Eje 1 disminuyeron abruptamente con respecto al periodo anterior (de 0.7 a -0.6), y los del Eje 2 fueron cercanos a cero. Entre 6,200 y 4,000 AP, se presentó una disminución en los puntajes del Eje 1, con una dominancia de valores negativos que variaron entre -0.67 y -0.09. Los puntajes del Eje 2 aumentaron abruptamente en la base de la zona de -0.29 a 0.76, para luego disminuir gradualmente hacia el techo de la misma (Fig. 5.3). Para los últimos 4,000 años, los puntajes de las muestras permanecieron bajos en el Eje 1 (-0.2), con un incremento moderado hacia el presente. El Eje 2 presentó los puntajes de las muestras más altos de todas la zonas (1.1), aunque estos disminuyeron gradualmente al presente (Fig. 5.3).

La composición de la vegetación inferida a partir del registro sedimentario del Lago Ocotitalito muestra cambios importantes durante el periodo de tiempo en estudio. Los cambios más fuertes se registran en ~ 9500, 6000 y 4000 AP. En cuanto a las tasas de cambio, se observaron seis cambios rápidos importantes en ~ 9500, 8200, 7800, 6000 y 4000 AP (Fig. 5.3).

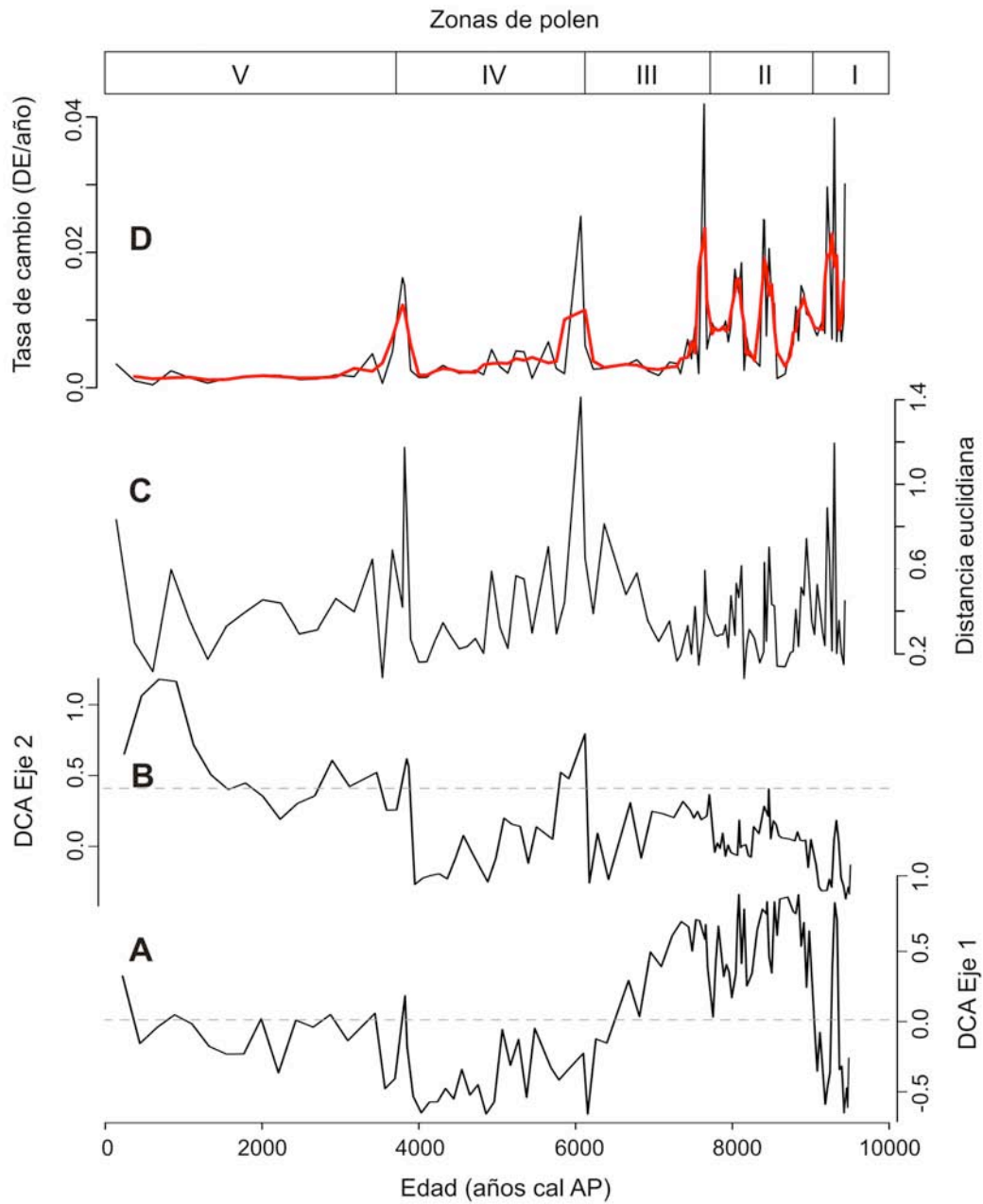


Figura 5.3. Análisis de correspondencia sin tendencia y cambio ecológico. A) Puntajes para el Eje 1 del DCA. B) Puntajes para el Eje 2 del DCA. C) Cambio ecológico en unidades de desviaciones estándar. D) Tasa de recambio ecológico en desviaciones estándar por año.

5.3.2.2 RELACIONES DE VARIANZA EN LA VEGETACIÓN

Las RV fueron calculadas a nivel de comunidad (2.41), entre grupos (excluyendo plantas acuáticas, 1.12), y dentro de los grupos (herbáceas 1.17, arbustos 1.26, árboles 1.30, y acuáticas 1.04). En todos los casos, con el 95 % de confianza, los valores de las RVs fueron significativamente diferentes a uno, dado que en ninguno de los casos la distribución de las RVs observadas se traslapó con las RVs aleatorias (Fig. 5.4).

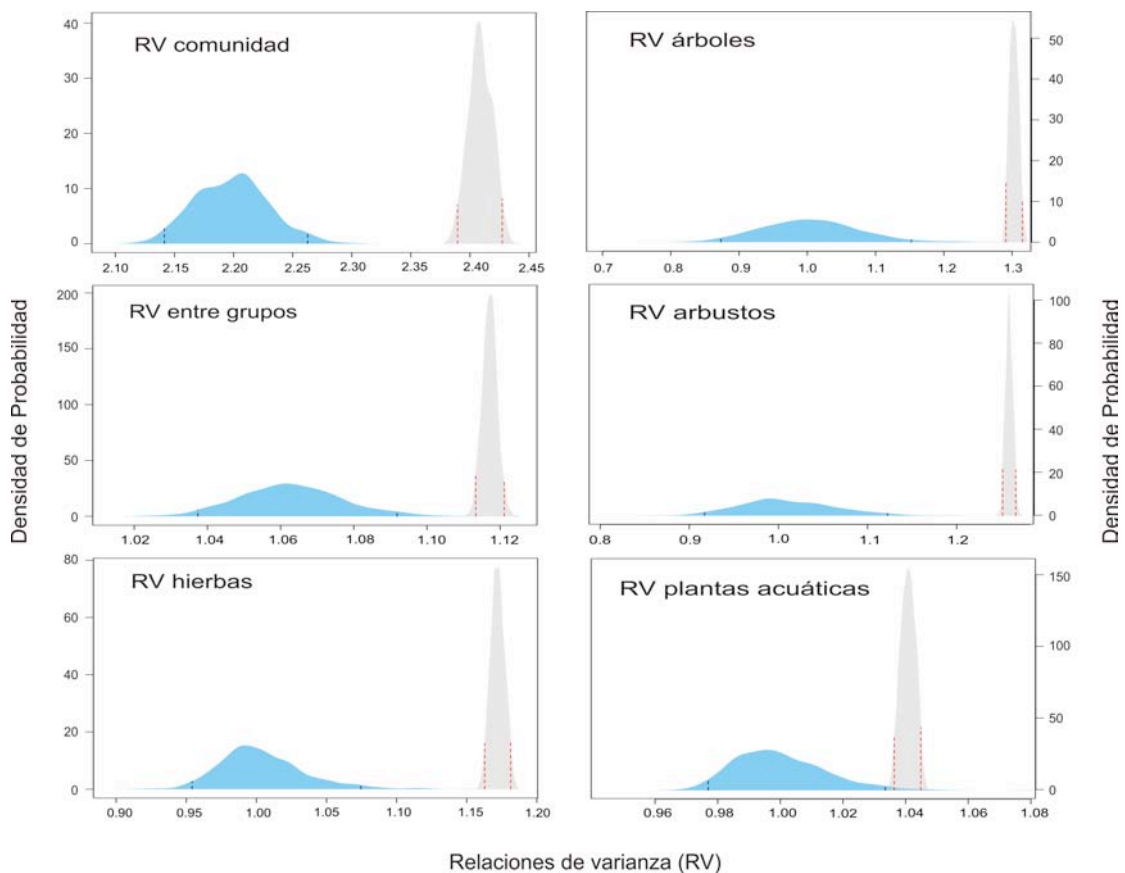


Figura 5.4. Distribución de densidad de probabilidad de las relaciones de varianza (RVs) entre y dentro de grupos funcionales. En azul se muestra la distribución aleatoria y en gris la distribución observada de las RVs para comunidades vegetales enteras, entre los grupos, dentro de las hierbas, dentro de los árboles, dentro de los arbustos y dentro de las plantas acuáticas. Las líneas punteadas rojas y negras, reflejan los intervalos de confianza (95 %) respectivos.

Cuando las muestras fueron estratificadas de acuerdo a las concentraciones de Ti, la significancia de las RVs fue variable para las diferentes agrupaciones de taxa (Fig. 5.5). A nivel de comunidad las RVs fueron significativamente mayores que uno en tres de cuatro estratos, mientras que entre grupos fue significativa en todos los estratos. Para árboles, arbustos y plantas acuáticas, las RVs resultaron significativas solo en estratos con altas concentraciones de Ti. De manera distinta, el grupo de hierbas mostró RVs significativas en todos los estratos a excepción del ultimo estrato.

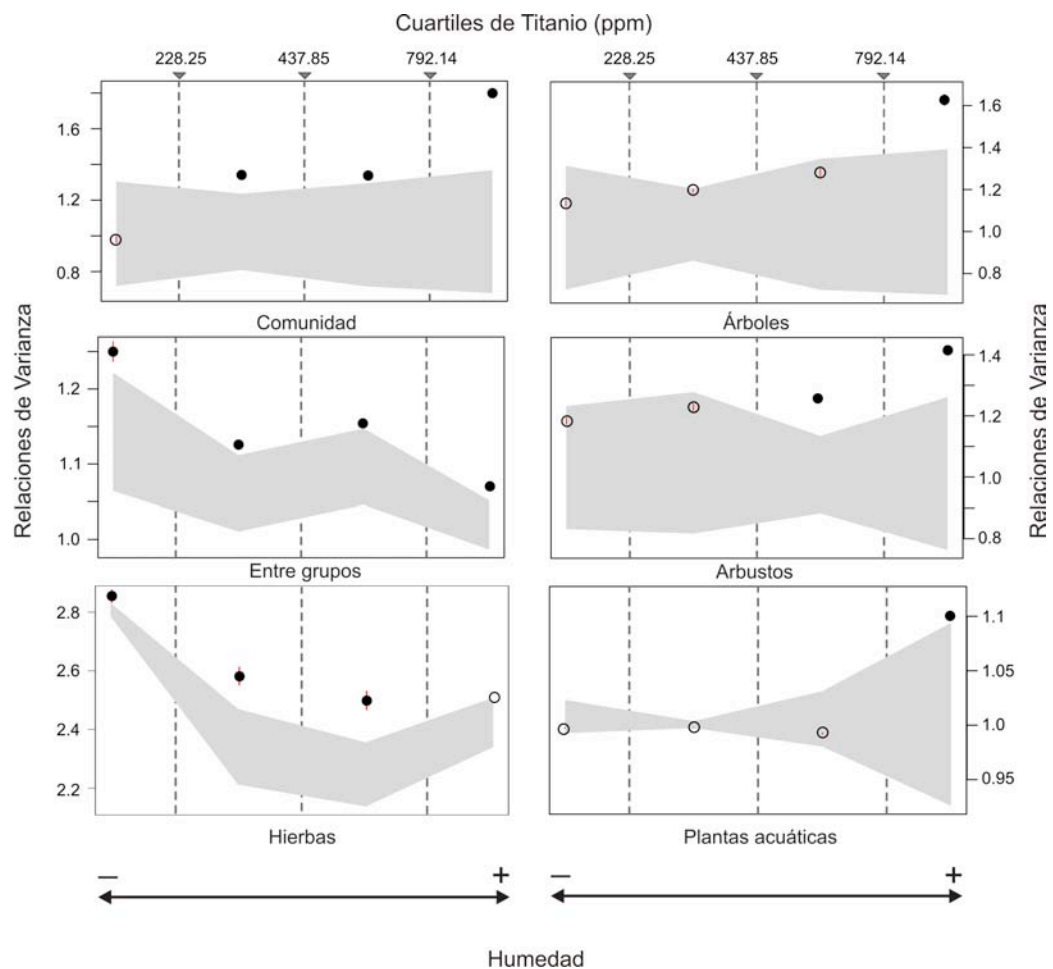


Figura 5.5. Relaciones de Varianza estratificadas. Muestras estratificadas conforme a las concentraciones de titanio (ppm) para comunidades enteras, entre los grupos (sin vegetación acuática), dentro de las hierbas, dentro de los árboles, dentro de los arbustos y dentro de las plantas acuáticas. Las bandas grises muestran las relaciones de varianza obtenidas de la aleatorización, mientras los puntos muestran los valores observados (significativos y no significativos en puntos negros y blancos, respectivamente).

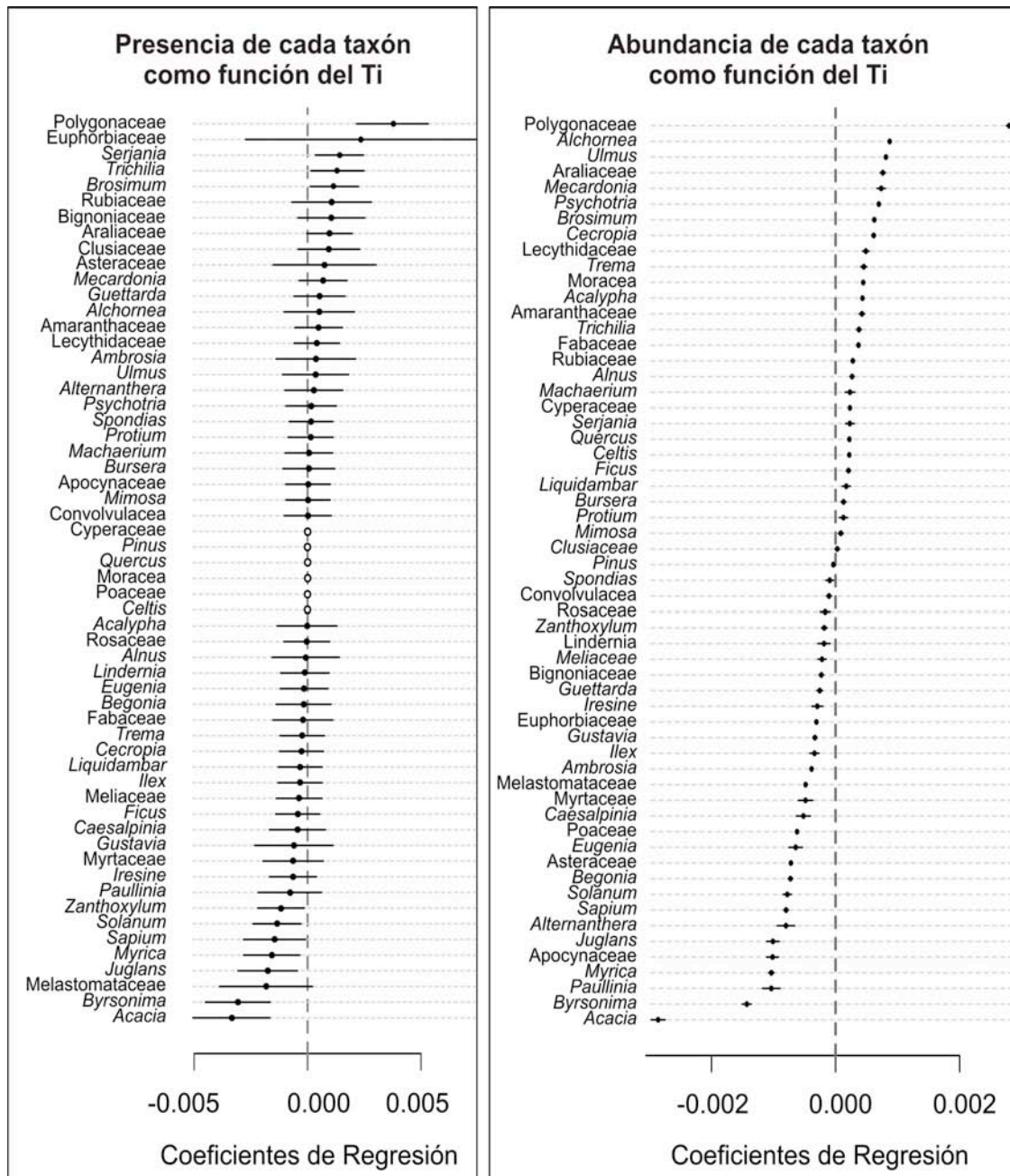


Figura 5.6. Coeficientes estimados para presencia (regresión logística, izquierda) y abundancia (regresión Poisson, derecha) de los taxa encontrados en la secuencia sedimentaria del lago Ocotitalito en función de las concentraciones de Ti. Los puntos muestran el valor estimado de los coeficientes, mientras las líneas horizontales muestran sus intervalos de confianza a un 95%. Las regresiones son significativas cuando las líneas horizontales no cruzan la línea de cero, marcada como una línea gris discontinua.

Los coeficientes estimados de la regresión logística mostraron que la presencia de 11 taxa (de 58 en total) estuvo asociada significativamente con la disponibilidad de humedad (Fig. 5.6). En particular, se presentaron siete asociaciones negativas (*Acacia*, *Byrsonima*, *Juglans*, *Myrica*, *Sapium*, *Solanum* y *Zanthoxylum*) y cuatro positivas (*Araliaceae*, *Brosimum*, *Trichilia* y *Serjania*). Por su parte, los coeficientes de la regresión Poisson señalaron que la abundancia de 55 taxa (de 58 en total) estuvo influenciada significativamente por la disponibilidad de humedad. Esta influencia resultó positiva para 27 taxa, mientras 28 resultaron influenciados negativamente. Por su parte, las abundancias de *Pinus*, *Mimosa* y *Clusiaceae* no evidenciaron asociación con la disponibilidad de humedad.

5.4 DISCUSIÓN

5.4.1 LA ORDENACIÓN MULTIVARIADA Y SU INTERPRETACIÓN AMBIENTAL Y ECOLÓGICA

El espacio ecológico definido por el arreglo de las especies en el DCA, sugieren que los ejes tienen una asociación con el ambiente (Bush & Colinvaux 1990, Correa-Metrio & Bush 2012), distribuida a lo largo de los Ejes 1 y 2. En la ordenación, en el plano conformado por estos dos ejes, las taxa mostraron una ordenación aparentemente asociada a tipos de bosque coincidentes con la clasificación de la vegetación propuesta por Rzedowski (2006). Mientras taxa con puntajes positivos en este eje (e.g. *Moraceae*, *Araliaceae*, *Alchornea* y *Protium*) representan el bosque tropical perennifolio (BTP), taxa con valores cercanos a cero (e.g. *Clusiaceae*, *Quercus*, *Liquidambar*, *Myrica*) reflejan el bosque mesófilo de montaña (BM). Finalmente, puntajes negativos resultaron asignados a hierbas y arbustos (e.g. *Poaceae*, *Pinus*, *Amaranthaceae*, *Acacia* y *Byrsonima*), probablemente asociados a vegetación abierta de climas secos (VA).

La configuración de los taxa en la ordenación llevó a una segunda observación: los taxa se ordenaron a lo largo del Eje 1 de acuerdo a sus preferencias ambientales con respecto a un gradiente de cobertura vegetal. De esta manera, fueron separados los taxa forestales (ej. Moraceae, *Brosimum* y *Protium*) en el extremo positivo y las hierbas (e.g. Poaceae, Asteraceae, y *Ambrosia*) en el extremo negativo (Fig. 5.2). En relación al Eje 2, su interpretación es menos obvia debido a la independencia de los diferentes taxa en la ordenación con diferentes gradientes ambientales. No obstante, al examinar el comportamiento de los ejes 1 y 2 a través del tiempo parece que estuviesen altamente correlacionados (Fig. 5.3). Por lo tanto, la interpretación de ambos ejes podría ser redundante.

5.4.2 HISTORIA DE LA VEGETACIÓN EN LA CUENCA DEL LAGO OCOTALITO DURANTE LOS ÚLTIMOS 10,000 AÑOS

El núcleo sedimentario del Lago Ocotitalito ofrece un registro continuo de los cambios en la vegetación de la Selva Lacandona ocurridos durante los últimos 10,000 años. Durante el Holoceno temprano y medio dominaron ensamblajes de polen característicos de BTP y BM, mientras el Holoceno tardío presentó una dominancia VA sobre los demás tipos de vegetación. En relación a la cobertura forestal, ésta fue relativamente estable desde 10,000 hasta 6,000 AP, para posteriormente ser reemplazada por vegetación abierta (Fig. 5.7).

El periodo comprendido entre 9,540 y 9,000 AP, se caracterizó por una alta abundancia de taxa acuáticos (450% de la suma de polen), bajas concentraciones de polen (< 5000 granos/cm³) (Fig 5.1) y ausencia de organismos lacustres (e.g. ostrácodos y cladóceros). Es probable que durante este periodo el lugar presentara un nivel de agua somero y se encontrara en proceso de formación como ambiente lacustre, favoreciendo un desarrollo importante de vegetación acuática. De hecho, registros paleoambientales en lagos neotropicales han proporcionado evidencias de niveles freáticos bajos y condiciones secas durante la transición Pleistoceno-

Holoceno (Leyden 1984, 1985, Bush & Colinvaux 1990, Hodell *et al.* 1991, Hillesheim *et al.* 2005, Hodell *et al.* 2008).

Porcentajes importantes de *Pinus*, Amaranthaceae y Asteraceae en la base del registro sugieren condiciones relativamente secas y hábitats abiertos durante el inicio del Holoceno (Figs. 5.1 y 5.7). Posteriormente, esta vegetación fue reemplazada por especies pioneras alrededor de 9,000 AP, evidenciado en la expansión de Melastomataceae, *Trichilia* y *Alchornea* al final de este periodo, elementos que por sus afinidades ecológicas, sugirieron procesos de sucesión temprana en la Selva Lacandona. Estos taxa son generalmente heliófitos y de rápido crecimiento, por lo que fácilmente pueden colonizar áreas abiertas (Marchant *et al.* 2002, Rzedowski 2006). Por ejemplo, *Alchornea latifolia* es una especie comúnmente conocida por ser muy competitiva, y generalmente coloniza zonas de alta pendiente, constituyéndose en una de las primeras especies del estrato arbóreo que se establecen en espacios abiertos y claros formados en el bosque (Miranda & Hernández 1963).

Entre 9,000 y 7,800 AP, se presentó una expansión de la cobertura forestal, caracterizada principalmente por elementos arbóreos de BTP y en menor proporción por el BM (Figs. 5.1 y 5.7). Este tipo de arreglos de la vegetación se asocian a condiciones de alta disponibilidad de humedad a través de todo el año, que favorecieron el desarrollo de los bosques tropicales (Rzedowski 2006). El aumento de la disponibilidad humedad durante este periodo es también inferida por el incremento en las concentraciones de Ti y K en el sedimento lacustre (Capítulo 4). En tal sentido, es probable que antes de 9,000 AP se hayan dado procesos importantes de sucesión temprana, donde especies pioneras facilitaron el establecimiento del bosque, al servir como piedras de paso para los dispersores al sombrear los campos abiertos, enriquecer los suelos y crear un microclima adecuado para el establecimiento de especies primarias (Guariguata & Ostertag 2001, Montade *et al.* 2014). La baja abundancia de herbáceas y la alta cobertura forestal (puntajes altos del Eje 1 del DCA) entre 9,000 y 7,800 AP, sugieren el establecimiento de un bosque de baja densidad del sotobosque y alta biomasa. La expansión del

bosque tropical en ~9,000 AP coincidió con los registros palinológicos de la Península de Yucatán, mostrando una respuesta regional similar por parte de las comunidades vegetales (Leyden *et al.* 1993, Islebe *et al.* 1996, Wahl *et al.* 2006).

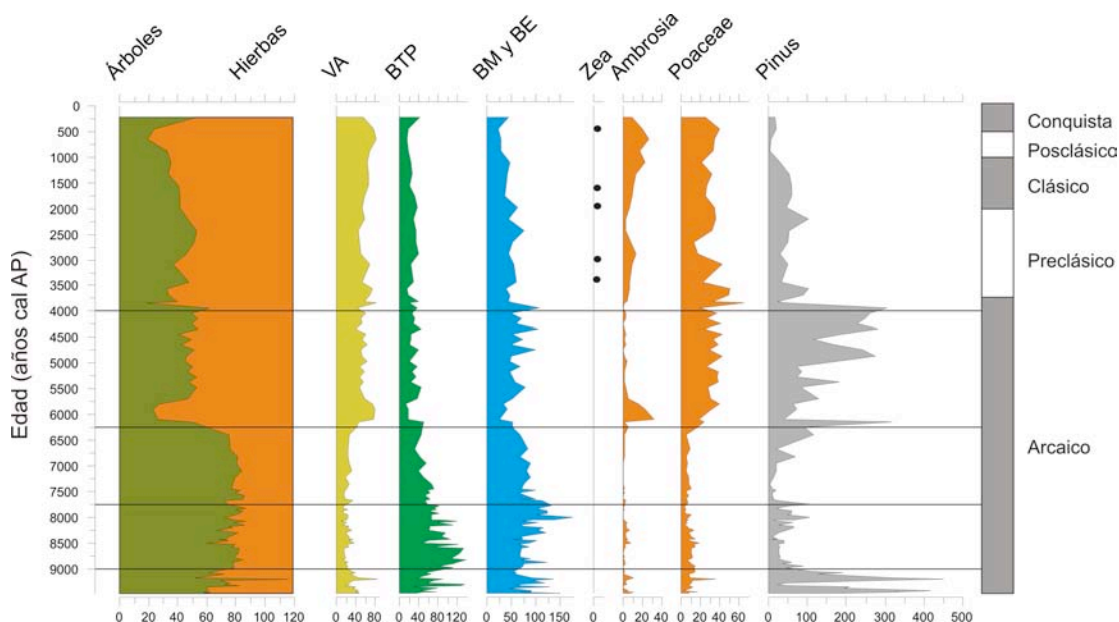


Figura 5.7. Diagrama resumen de polen del registro del Lago Ocotitalito. Donde, VA: Vegetación abierta, BTP: Bosque Tropical Perennifolio, BM: Bosque Mesófilo de Montaña, y BE: Bosque Estacional. Como referencia, se presenta en la izquierda la escala arqueológica.

El periodo entre 7,800 y 6,200 AP, se caracterizó por incrementos en taxa característicos de BM y BE y disminución de elementos de BTP (Figs. 5.1 y 5.7). La expansión de ensamblajes de Melastomataceae, *Myrica*, *Sapium*, *Iresine* y Asteraceae, característica de este periodo, puede haber estado asociada a condiciones climáticas más estacionales. En especial, Melastomataceae y *Myrica* se asocian a vegetación riparia (Miranda & Hernández 1963, Marchant *et al.* 2002, Bhattacharya *et al.* 2011), y en este caso en particular pueden haber estado asociados a parches de bosque que persistieron en los márgenes de los cuerpos de agua. Este tipo de formaciones se establecen en los márgenes de los cuerpos de agua, desempeñando un papel fundamental en la preservación del recurso hídrico, como corredores de dispersión de la biota y como albergues para la fauna y flora en épocas secas.

El bosque ripario puede albergar un gran número de especies tropicales y fragmentos de bosques análogos que pudieron jugar un papel importante como sitios de refugio para comunidades tropicales, bajo periodos de sequía ocurridos durante el último glacial (Meave & Kellman 1994, Correa-Metrio *et al.* 2014b). De hecho, la vegetación de borde de cuerpos de agua, que constituye microrefugios (*sensu* Rull 2009) ha sido comúnmente usada como la explicación más plausible para explicar la colonización rápida de áreas abiertas después del retroceso de los climas glaciales (e.g. Tzedakis *et al.* 2002, McLachlan *et al.* 2005, Correa-Metrio *et al.* 2012b). Así, es probable que ante la disminución sustancial de la humedad que se ha evidenciado en el registro geoquímico (Capítulo 4), la vegetación haya respondido con cambios sustanciales que se verían subrepresentados en el registro polínico dado el efecto de vegetación riparia.

La presencia de vegetación arbórea característica de bosques mesófilos y estacionales señalan que en el área continuaba dominando el bosque aunque su estructura fuese modificada (Fig. 5.1). Así, el periodo entre 7,800 y 6,200 AP probablemente estuvo caracterizado por una cobertura forestal estable. Igualmente, los puntajes altos del Eje 1 del DCA durante este periodo sugieren mayor cobertura forestal (Fig. 5.3). En resumen durante este periodo la Selva Lacandona fue un mosaico de tipos de vegetación, en respuesta a la inestabilidad del sistema climático y a una alta heterogeneidad del paisaje. No obstante, la presencia de microrefugios le ha permitido a la vegetación arbórea mantenerse aun bajo condiciones climáticas desfavorables, como ha sido reportado para las tierras bajas de la Península de Yucatán (Correa-Metrio *et al.* 2014b).

Entre 6,200 y 4,000 AP, se presentó una reducción sustancial de los elementos arbóreos, mientras incrementos de Poaceae, Asteraceae, *Ambrosia* y *Mimosa* evidenciaron la dominancia de VA (Figs. 5.1 y 5.7). De hecho, en la Península de Yucatán, picos de *Ambrosia* y *Mimosa* generalmente se han interpretado como disturbios naturales asociados a la pérdida del dosel forestal (Leyden 1987, Islebe *et al.* 1996, Mueller *et al.*

2009). Igualmente, durante este periodo el *Pinus* alcanzó porcentajes altos que pueden ser explicados debido a sus facilidades para colonizar áreas dominadas por vegetación abierta y claros formados en el bosque. Sin embargo, este elemento es un mal competidor, pues su densidad se ve reducida cuando la vegetación arbórea aumenta. Dado su mecanismo de dispersión, es frecuente que *Pinus* se encuentre sobre-representado, aún en lugares donde el taxa parental está ausente (Lozano-Garcia & Xelhuantzi-López 1997, Correa-Metrio *et al.* 2011a). En tal sentido, la ausencia de filtros de dispersión como elementos arbóreos podría favorecer la depositación de polen de *Pinus* en el lago, de manera que los porcentajes alcanzados del 200% no necesariamente reflejan una vegetación completamente dominada por el taxa parental.

Los ensamblajes polínicos compuestos por *Pinus*, *Acacia* y *Byrsonima* que dominaron entre 6,200 y 4,000 AP (Fig. 5.1) han sido reportados como propios de sabanas de pino (Marchant *et al.* 2002, Bhattacharya *et al.* 2011). Este tipo de vegetación ha sido estudiada principalmente en las tierras mayas bajas de Belize, siguiendo una clasificación moderna de las sabanas Neotropicales (Stuart *et al.* 2006). Las sabanas de pino combinan características de bosque y pastizal, y se asocian a condiciones climáticas secas y entornos fisiográficos contrastantes, como crestas o planicies (Bridgewater *et al.* 2002, Stuart *et al.* 2006, Bhattacharya *et al.* 2011). Durante periodos secos, los fuegos pueden ser los principales agentes que mantienen las sabanas abiertas, limitando el tamaño y cobertura del componente arbóreo. Es posible que el paisaje de la Selva Lacandona durante este periodo haya incluido un componente importante de sabanas de pino, probablemente resultante de una alta estacionalidad, como lo sugiere el análisis geoquímico y una fuerte recurrencia de incendios. Sin embargo, es necesario desarrollar estudios de material carbonizado para corroborar esta hipótesis.

Durante los últimos 4,000 años, se presentó la mayor pérdida de cobertura forestal de todo el registro (Fig. 5.3). Particularmente, el aumento de *Ambrosia* unido a la presencia de *Zea mays* (maíz), sugieren la influencia de

disturbios ocasionados por actividades agrícolas (Fig. 5.7). No es extraña la observación de actividades humanas tempranas en la Selva Lacandona, pues en regiones aledañas se han encontrado vestigios de prácticas agrícolas que comenzaron cerca de los 5,000 AP (Leyden 1984, Islebe *et al.* 1996, Leyden 2002, Wahl *et al.* 2006, Carrillo-Bastos *et al.* 2010). Aparentemente en ~3,500 AP, la Selva Lacandona experimentó cambios en la ocupación del territorio probablemente resultantes de una transición de prácticas de caza y recolección hacia prácticas agrícolas.

De acuerdo a las observaciones anteriores, y dada la tendencia hacia condiciones más secas evidenciadas por los análisis geoquímicos (Capítulo 4), es de esperarse un aumento progresivo en los porcentajes de *Pinus*. Sin embargo, después de 4,000 AP, este taxón alcanzó porcentajes relativamente bajos que podrían ser considerados niveles base representativos de la dispersión regional del mismo (Correa-Metrio *et al.* 2011a). Este fenómeno podría ser explicado por una posible extracción intensiva de pinos durante periodos de intensa ocupación humana. La madera de pino ha sido ampliamente utilizada por las comunidades precolombinas mesoamericanas como elemento de combustión y construcción (McNeil 2012). El incremento de la presión sobre los recursos forestales y la agricultura pueden ser una consecuencia del incremento de la población regional ocurrido durante el preclásico tardío y clásico temprano (~2500 – 1800 AP), que llevo a la pérdida de grandes extensiones de bosque por deforestación (Rice 1996, McNeil 2012).

Entre 1,400 y 1,000 AP, se presentaron condiciones relativamente secas (Capítulo 4), que probablemente llevaron al abandono de algunas tierras mayas. De hecho, durante este periodo se ha situado el “Colapso Maya”, evento ubicado temporalmente entre 1300 y 900 AP. Aunque las limitaciones inherentes a las fechas de radiocarbono impiden la resolución exacta de este evento en este registro, algunos estudios han indicado el colapso en ~1150 AP (Hodell *et al.* 2001, Haug *et al.* 2003).

Aumentos en *Ambrosia* concurrentes y posteriores al Colapso Maya probablemente estuvieron asociados a una intensificación en las actividades humanas en la Selva Lacandona. Es probable que, mientras se reducía el impacto humano en las tierras bajas mayas donde colapsaron las grandes ciudades (Yaeger & Hodell 2008), aumentara la ocupación en la Selva Lacandona y por ende la presión sobre los recursos naturales. Esto dado que la región bajo estudio pudo haber constituido un refugio para las comunidades mayas durante el inicio y final del posclásico (1000 – 500 AP) (Palka 2009). Según algunos investigadores, los mayas de las tierras bajas tuvieron que hacer frente a un contraste estacional, en particular a una estación seca larga cada año, llevando al desplazamiento de grandes distancias (Yaeger & Hodell 2008, Ford & Nigh 2009, Palka 2009). Por lo tanto, en ausencia de centros regionales antiguos en esta porción de la Selva Lacandona, es probable que los mayas antiguos aprovecharon estos territorios por su amplia oferta hídrica. Durante los últimos 500 años incrementaron moderadamente los elementos arbóreos probablemente reflejando una mayor disponibilidad de humedad unida a una menor ocupación humana (Fig. 5.3 y 5.7), un proceso que también se ha evidenciado en las tierras bajas mayas (Leyden 1985, Brenner *et al.* 1990, Wahl *et al.* 2006, Carrillo-Bastos *et al.* 2010).

El posible movimiento de un lugar a otro por las poblaciones mayas relacionado a una alta variabilidad ambiental pudo generar fugas. En un sistema social o ecológico se presentan fugas cuando sus dinámicas ocasionan el deterioro de otro lugar (Aukland *et al.* 2003). En este contexto, la reorganización social provocada por el abandono y el colapso maya en las tierras bajas quizás llevó a un mayor impacto sobre los recursos naturales en la Selva Lacandona. Sin embargo, estas interpretaciones son meramente especulativas, pues las bajas tasas de sedimentación de la parte superior del registro del Lago Ocotitalito impiden una reconstrucción suficientemente fina de los procesos ambientales que tomaron lugar durante este periodo. De cualquier manera, es un tema que debe abordarse de manera mas detallada en futuras investigaciones, pues el estudio de fugas históricas provocadas

por lo mayas aportaría elementos importantes en el entendimiento de las actividades antropogénicas como parte del funcionamiento de los ecosistemas en diversas escalas temporales y geográficas.

4.4.3 FACTORES QUE ESTRUCTURAN LA VEGETACIÓN EN LA SELVA LACANDONA

Los cambios ecológicos derivados de las distancias euclidianas basadas en la ordenación del DCA muestran una comunidad vegetal altamente dinámica a través del tiempo (Fig. 5.3). Los principales picos de recambio en la vegetación y sus tasas mostraron coincidencia con los puntos en los cuales la varianza de la serie de datos de titanio mostró aumentos sustanciales en la varianza (Capítulo 4). Este hallazgo sugiere que los cambios en la vegetación ocurrieron principalmente como respuesta a las dinámicas ambientales. Sin embargo, otros factores diferentes al ambiente pudieron incidir en la estructura y dinámica de la vegetación durante escalas centenarias y milenarias. Las relaciones de varianza (RVs) calculadas para las comunidades, entre y dentro de los grupos funcionales excedieron las expectativas aleatorias (Fig. 5.4), indicando la dominancia de controladores ambientales sobre la estructura de las comunidades vegetales. Este resultado coincide con hallazgos reportados para la Península de Yucatán en escalas temporales mayores durante el último glacial (Correa-Metrio *et al.* 2014b). De cualquier manera, la historia de la vegetación en las tierras bajas del Neo-trópico ha mostrado una respuesta sistemática a las fluctuaciones ambientales ocasionadas por la disponibilidad de humedad y las actividades antropogénicas (Leyden 1995, Islebe *et al.* 1996, Leyden 2002, Wahl *et al.* 2006, Carrillo-Bastos *et al.* 2010). Así, el resultado obtenido ofrece elementos adicionales respecto a la confiabilidad del registro polínico para la reconstrucción de las condiciones ambientales.

La reconstrucción del contexto climático en la Selva Lacandona, indicó que durante el Holoceno temprano y medio, prevalecieron condiciones de alta humedad derivada de una posición más hacia el norte de la ZCIT.

Consecuente con esta reconstrucción, los datos polínicos demuestran que la vegetación de la Selva Lacandona presentó una tendencia desde bosque tropical cerrado hacia una cobertura vegetal más rala a través del Holoceno. Durante el Holoceno medio y tardío el clima fue relativamente seco, marcando una dominancia de la vegetación abierta, probablemente sabanas de pino, y bosques estacionales. Lo que se hace evidente a través de los resultados derivados de la secuencia sedimentaria es que, las fluctuaciones en la humedad durante el Holoceno y las actividades antropogénicas del Holoceno tardío fueron las principales causas de los recambios de la vegetación. Sin embargo, dados los cambios en los estados del sistema revelados por la señal geoquímica (Capítulo 4), es necesario evaluar en detalle el comportamiento de la comunidad vegetal bajo los regímenes de humedad detectados (Correa-Metrio *et al.* 2014b).

Las RVs estratificadas a nivel de comunidades y entre grupos fueron significativamente mayores a uno en al menos tres de los cuatro estratos. Lo anterior sugiere que aun en escalas temporales más finas, la vegetación respondió a los controladores medioambientales y no a mecanismos aleatorios. Sin embargo, no todos los estratos estuvieron asociados a RVs significativamente diferentes a uno. Esto puede deberse al efecto de los errores analíticos asociados a la descripción del registro polínico derivado de la secuencia sedimentaria. Estos errores unidos a procesos aleatorios podrían impedir el discernimiento de los efectos ambientales a través de las series de datos polínicas. Sin embargo, una posibilidad alternativa es la de mecanismos aleatorios actuando en la estructuración de la comunidad en diferentes niveles dependientes de condiciones ambientales particulares (Correa-Metrio *et al.* 2014b).

Las RVs estratificadas dentro de los grupos funcionales mostraron un panorama más complejo. Las RVs para los árboles fueron significativamente mayores que uno solo para el estrato superior, sugiriendo que el componente arbóreo de la Selva Lacandona se estructuró a través de forzamientos ambientales bajo condiciones extremadamente húmedas. La hipótesis anterior es apoyada por el espectro de polen del Lago Ocotlito y registros

regionales, donde la vegetación arbórea incrementó durante periodos aparentemente caracterizados por alta precipitación (Correa-Metrio *et al.* 2012a). En términos de los arbustos, estos resultaron sensibles al ambiente en condiciones entre intermedias a muy húmedas. Sin embargo, la ausencia de significancia por parte de la RVs en algunos estratos, sugiere que bajo condiciones no optimas para el desarrollo de árboles y arbustos, operan mecanismos aleatorios en su composición (Correa-Metrio *et al.* 2014b).

Las RVs para las plantas herbáceas fueron significativas en los tres primeros estratos, indicando que han sido ambientalmente condicionadas bajo condiciones secas y niveles intermedios de humedad. Este resultado reafirma la interpretación tradicional de los taxa herbáceos como indicadores de condiciones ambientales específicas de sequía (Marchant *et al.* 2002, Correa-Metrio *et al.* 2010). La falta de sensibilidad ambiental por parte de este grupo hacia condiciones extremadamente húmedas, sugiere que su persistencia durante periodos de condiciones subóptimas podría ser resultado de procesos aleatorios. De acuerdo al registro de polen de la Selva Lacandona, durante periodos muy húmedos la vegetación arbórea es dominante, suprimiendo a los elementos herbáceos posiblemente como consecuencia de una menor disponibilidad de luz en los estratos bajos. Por su parte, la vegetación acuática no mostró afinidad alguna con los escenarios ambientales, sugiriendo que la disponibilidad de humedad ambiental no necesariamente condiciona estas comunidades. Aunque las concentraciones de Ti posiblemente pueden afectar a los hábitats acuáticos, existen variables alternas como el nivel del lago ó las condiciones de salinidad que tienen un mayor efecto en la vegetación acuática (Bush 2002b, Rzedowski 2006, Correa-Metrio *et al.* 2011a).

Aunque los resultados señalaron a la humedad como un factor determinante en la estructura las comunidades vegetales, existen factores ambientales alternos que pueden explicar cambios en las comunidades vegetales. Variables ambientales como la fertilidad de los suelos o la frecuencia de incendios podrían proporcionar elementos importantes sobre los mecanismos que determinan la composición y estructura de la vegetación a escalas milenarias, temas que deberán ser abordados en investigaciones futuras.

Si los taxa no estuvieran respondiendo a condiciones ambientales particulares, su probabilidad de presencia o abundancia no debería estar asociada con indicadores abióticos independientes. De acuerdo a los resultados presentados aquí, la presencia de la mayoría de taxa no estuvo significativamente influenciada por la disponibilidad de humedad. Sin embargo, cerca del 90% de ellos mostraron que su abundancia depende de este factor ambiental (Fig. 5.6). Así, se demuestra que, al igual que ha sido reportado en otros estudios (Montade *et al.* 2014, Correa-Metrio *et al.* 2014b), las condiciones ambientales juegan un papel fundamental en términos de la estructura de la comunidad. Si bien estos resultados sugieren que la presencia de la mayoría de los taxa es independiente de la humedad, esto no necesariamente implica que sea producto de procesos aleatorios. De hecho, existen otros mecanismos que podrían jugar un papel importante en la determinación de la composición de la comunidad, tales como mecanismos compensatorios (Connel *et al.* 1984), poblaciones disyuntas (Bush 2002a), y plasticidad fenotípica (Coleman *et al.* 1993), etc. Estos y otros fenómenos deben ser abordados de manera inclusiva en investigaciones futuras.

En síntesis, los resultados evidencian una respuesta de la vegetación a los cambios climáticos ocurridos durante el Holoceno. A través de este periodo, la vegetación fue altamente dinámica, lo que se reflejó en el recambio ecológico (Fig. 5.3). Sin embargo, el recambio ecológico calculado y sus tasa asociadas indican una tendencia hacia comunidades mas estables hacia el presente (Fig. 5.3). Es posible que esta tendencia esté reflejado una estabilización progresiva de las condiciones del actual interglacial.

La vegetación hizo frente a la alta variabilidad climática, modificando su composición y estructura. A partir de estas modificaciones diferentes tipos de vegetación han persistido, aun bajo condiciones ambientales desfavorables. Por ejemplo, el registro de polen mostró evidencias claras de la presencia de poblaciones disyuntas, principalmente asociadas al BM. Dichas poblaciones se caracterizaron por persistir a través del tiempo, aunque su composición florística fue muy variable.

La reorganización de los ensamblajes de polen, también señalaron la existencia de mecanismos compensatorios bajo condiciones climáticas intermedias (Connel *et al.* 1984). El cambio de condiciones muy húmedas a intermedias ocurrido durante el Holoceno temprano y medio, mostró un mosaico de la vegetación muy particular. Durante este periodo la vegetación dominante fue una mezcla de BE, BM, BTP y VA, sugiriendo una alta diversidad en la Selva Lacandona en respuesta a condiciones mésicas prevalecientes. En tal sentido, la variabilidad climática pudo favorecer una alta diversidad de especies, dado que, a diferentes regímenes ambientales se benefician diferentes taxa y evitan el dominio a largo plazo de taxa individuales (Montade *et al.* 2014, Correa-Metrio *et al.* 2014b). Por lo tanto, es probable que el aumento de la mortalidad de árboles tropicales durante este periodo fuera compensada por el reclutamiento de especies estacionales y mesófilas, aumentando así la diversidad de especies.

5.5 CONCLUSIONES

¿Cuáles son los principales factores que han estructurado las comunidades vegetales de la Selva Lacandona durante el Holoceno?

Los resultados mostraron que las interacciones entre las especies responden a forzamientos ambientales, siendo este el principal mecanismo que definen la composición y estructura de la vegetación en la Selva Lacandona. Así, el intercambio de especies como un mecanismo alternativo (aleatoriedad) fue insuficiente para explicar la estructura de las comunidades a escalas de centenaria y milenarias.

¿Cuál ha sido el efecto de la variabilidad climática del Holoceno sobre la vegetación?

Los cambios de la vegetación en la Selva Lacandona mostraron una alta sensibilidad a la variabilidad climática durante el Holoceno temprano y medio. Mientras el Holoceno tardío fue caracterizado por la conjunción de cambios ambientales históricos y el impacto humano sobre el paisaje. Ante estos cambios, las comunidades fueron muy dinámicas, modificando su composición y estructura para mantener la funcionalidad de los ecosistemas. De hecho, el registro palinológico indica la existencia de microrefugios holocénicos cuya función principal fue permitir que la vegetación arbórea persistiera durante periodos climáticos desfavorables.

En un escenario de alta variabilidad climática durante el Holoceno, como la representada por el registro geoquímico (Capítulo 4), muchos taxa persistieron como elementos suprimidos o como poblaciones disyuntas. Por lo tanto, los disturbios ocasionados por la variabilidad climática holocénica pudieron favorecer la supervivencia de algunos individuos claves en el mantenimiento de la diversidad de la Selva Lacandona. Esto indica una necesidad de nuevas investigaciones que prueben el papel de los disturbios a diferentes niveles sobre los patrones de la vegetación.

CAPÍTULO 6: CONSIDERACIONES FINALES

6.1 RESPUESTAS DE LA VEGETACIÓN A LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA DEL HOLOCENO

En el presente estudio fue documentada la historia ambiental de la Selva Lacandona durante los últimos 10,000 años, basados en el análisis de indicadores geoquímicos y biológicos de los sedimentos del Lago Ocotitalito. Particularmente, fue reconstruido el contexto paleoclimático y paleohidrológico basados en los registros geoquímicos, así como también, la evolución de la vegetación de acuerdo a los registros palinológicos. En particular, el análisis de densidad de probabilidad del registro de Ti permitió identificar diferentes estados del sistema climático, relacionados con los diferentes patrones de la vegetación encontrados a lo largo del periodo de estudio.

Antes de 9,000 AP, el análisis de múltiples indicadores sugirió un periodo dominado por condiciones secas y niveles lacustres bajos. De acuerdo al estudio palinológico, en este periodo dominaron ensambles de polen característicos de vegetación abierta (VA) y pocos elementos alboreaos. Dicha estructura de la vegetación coincidió con la inferida en otros sitios de la Península de Yucatán, atribuible a las condiciones secas que dominaron durante la transición del Pleistoceno-Holoceno en la región (e.g. Hillesheim *et al.* 2005, Hodell *et al.* 1991).

Entre 9,000 y 7,800 AP los diferentes indicadores geoquímicos señalaron un periodo de alta variabilidad climática dominada por condiciones muy húmedas y niveles lacustres altos. Mientras los datos polínicos indicaron un paisaje dominado por el Bosque Tropical Perennifolio (BTP) denso debido a la sucesión temprana facilitada por diferentes taxa claves (Fig. 5.1 y Fig. 6.1). La relación positiva entre los niveles altos de humedad y el desarrollo de bosques tropicales densos, sugieren una correspondencia entre los resultados palinológicos y físico-químicos. De hecho, al examinar el

comportamiento de los ejes derivados de la ordenación de los taxa (Eje 1 DCA) y de los datos geoquímicos (Eje 1 PCA) través del tiempo parece que estuviesen altamente correlacionados (Fig. 6.1). Cabe mencionar que, el Eje 1 del DCA fue interpretado como un gradiente de cobertura vegetal, mientras el Eje 1 del PCA sugiere un gradiente de humedad.

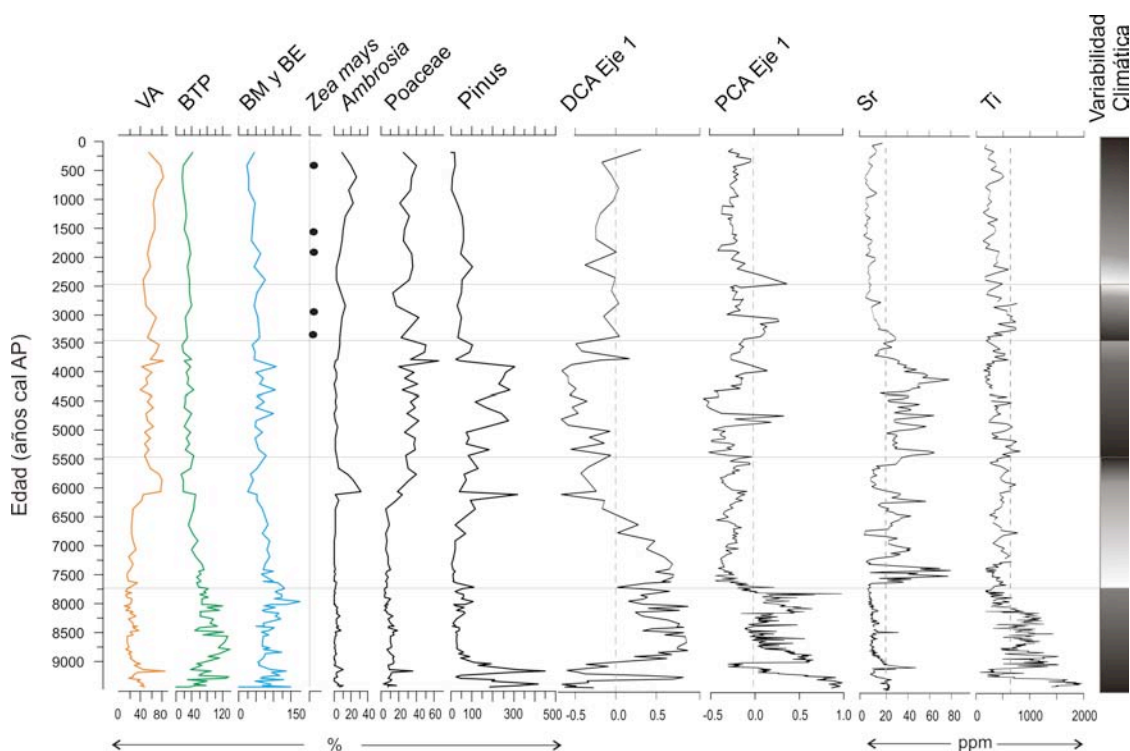


Figura 6.1. Diagrama resumen del análisis palinológico y geoquímico de la secuencia sedimentaria del Lago Ocotitalo. Registro palinológico en porcentajes (%) y puntajes del Eje 1 del Análisis de Correspondencia sin Tendencia de los taxa. Donde, VA: Vegetación abierta, BTP: Bosque Tropical Perennifolio, BM: Bosque Mesófilo de Montaña, y BE: Bosque Estacional. Análisis geoquímico, puntajes del Eje 1 del Análisis de Componentes Principales y concentraciones de Sr y Ti en partes por millón (ppm). Magnitud de la variabilidad climática inferida del registro de Ti (Colores oscuros indican mayor magnitud).

Entre 7,800 y 5,500 AP, el sistema climático de la Selva Lacandona presentó un cambio hacia condiciones secas y poco variables en comparación al periodo anterior (Fig. 6.1). De hecho, en ~7,800 AP se identificó y validó un punto de inflexión climático caracterizado por un cambio abrupto de condiciones húmedas a secas (Capítulo 4). Bajo este escenario de cambio climático, se presentó una disminución de la cobertura forestal del BTP que

fue reemplazada posteriormente por elementos arbóreos de bosques mesófilos (BM) y estacionales (BE). En particular, las comunidades vegetales fueron dominadas por elementos arbóreos de BM y BE, principalmente por Melastomataceae, Clusiaceae, *Myrica* y *Acalypha*. Adicionalmente, se presentaron ensambles de polen que indicaron la presencia de bosques riparios. Esta vegetación cumplió un papel fundamental en la construcción de micro-ambientes para la sucesión temprana de los bosques.

Entre 5,500 y 3,500 AP, se presentaron condiciones secas y altamente variables que coincidieron con una alta pérdida de cobertura forestal y la expansión de hábitats abiertos dominados por *Pinus*, Poaceae y Asteraceae (Fig. 6.1). La correspondencia de los registros geoquímicos y palinológicos indicaron que, la disminución sustancial de la precipitación favoreció la expansión de la vegetación abierta (VA). También, fue evidente una fuerte correspondencia entre el aumento de la tasa de VA y niveles altos de Sr del registro geoquímico. Esto es explicado por la asociación de niveles altos de Sr con sequías, que en cierta forma influyen en la expansión de VA.

Entre 3,500 y 2,500 AP, se presentaron condiciones relativamente húmedas y variables que se ven reflejadas en una lenta recuperación de la cobertura forestal (Fig. 6.1). Esto pudo deberse al incremento de las actividades humanas que pudieron afectar la regeneración de los bosques. Evidencia basada en la expansión de conjuntos de la vegetación compuestos por *Ambrosia* y *Zea mays* sugirieron que durante este periodo se presentaron actividades agrícolas. Por lo tanto, los efectos antropogénicos pudieron ocasionar un mayor impacto sobre la dinámica y estructura de la vegetación como se presentó en registros de las tierras bajas mayas (e.g. Curtis *et al.* 1998, Leyden *et al.* 2002).

En ~2,500 AP, se presentó un punto de inflexión hacia condiciones aún más secas y variables (Fig. 6.1). Incluso, evidencia geoquímica sugiere que el nivel lacustre disminuyó fuertemente, al punto de presentar profundidades por debajo de los 10 m (Capítulo 4). Sin embargo, durante este periodo se presentó una expansión de la agricultura aunque las condiciones ambientales no eran buenas para esta actividad. Esto sugiere que, los mayas hicieron

frente a condiciones climáticas desfavorables a través de diferentes estrategias agrícolas, demostrando así, una gran habilidad para responder a la adversidad generada por el ambiente.

De acuerdo a la evolución de la vegetación durante el Holoceno podría inferirse que, el tiempo requerido para el deterioro del bosque húmedo tropical era mucho más corto que el requerido para su recuperación completa. Sin embargo, algunos taxa cumplieron un papel fundamental en la recuperación transitoria de estos ecosistemas. Así mismo, los resultados ponen en relieve la rápida reorganización de las asociaciones de plantas en el bosque y, al mismo tiempo, la inestabilidad de los ecosistemas forestales. Por otro lado, la tendencia similar y la sincronía tanto del registro geoquímico como palinológico, aportaron pruebas de la alta sensibilidad de la Selva Lacandona a los diferentes niveles de variabilidad climática ocurrida a escalas de centurias y milenios.

Dada las particularidades físicas y biológicas de la Selva Lacandona, se detectaron diferentes patrones climáticos y de la vegetación aún no explorados en los registros regionales. Fueron identificados y validados por primera vez en registros paleoambientales del Neotrópico, puntos críticos en el sistema climático que modificaron en gran medida las condiciones climáticas e hidrológicas de la Selva Lacandona (Capítulo 4).

Por último, este estudio ofreció la oportunidad de mejorar nuestra comprensión de los procesos paleoambientales ocurridos en altitudes medias de la Selva Lacandona. El uso combinado de indicadores biológicos y geoquímicos permitió documentar los cambios de la vegetación en respuesta a las dinámicas del clima durante el Holoceno. Además, en esta investigación se cuantificó las fuentes de incertidumbre acumuladas cuando se vincula el clima a las observaciones paleoecológicas.

6.2 RECOMENDACIONES PARA ESTUDIOS FUTUROS

Como un resultado de la variabilidad climática y el impacto antropogénico ocurrido durante el Holoceno, han emergido ecosistemas muy dinámicos en la Selva Lacandona. Así, la alta diversidad de la Selva Lacandona es probablemente el producto de un alto recambio de especies en respuesta a cambios en el clima (Capítulo 5). Sin embargo, la expansión acelerada de hábitats abiertos durante los últimos 3,500 años representa un riesgo sustancial para la gran diversidad vegetal que caracteriza la Selva Lacandona. Esto lleva a la necesidad de no solo identificar puntos críticos del sistema climático, si no también, en los ecosistemas forestales. De esta manera podrían se establecidas alertas tempranas en los ecosistemas naturales ante un cambio ambiental inminente.

BIBLIOGRAFÍA

- Albaréde, F. 2003. *Geochemistry: An Introduction*. Cambridge University Press.
- Alexander, M. A., I. Bladé, M. Newman, J. R. Lanzante, N.-C. Lau, and J. D. Scott. 2002. The atmospheric bridge: the influence of ENSO teleconnections on air-sea interaction over global oceans. *Journal of Climate* **15**.
- Amador, J. A., E. J. Alfaro, O. G. Lizano, and V. O. Magaña. 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* **69**:101-142.
- Anderson, N. J., H. Bugmann, J. A. Dearing, and M.-J. Gaillard. 2006. Linking palaeoenvironmental data and models to understand the past and to predict the future. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:696-704.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez, and E. Loa. 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Aukland, L., P. M. Costa, and S. Brown. 2003. A conceptual framework and its application for addressing leakage: the case of avoided deforestation. *Climate Policy* **3**:123-136.
- Bernal, J. P., M. S. Lachniet, M. T. McCulloch, G. Mortimer, P. Morales, and E. Cienfuegos. 2011. A speleothem record of Holocene climate variability from southwestern Mexico. *Quaternary Research* **75**:104-113.
- Bhattacharya, T., T. Beach, and D. Wahl. 2011. An analysis of modern pollen rain from the Maya lowlands of northern Belize. *Review of Palaeobotany & Palynology* **164**:109-120.
- Birks, H. and H. J. Birks. 2006. Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany* **15**:235-251.
- Birks, H. J. B. and H. H. Birks. 1980. *Quaternary palaeoecology*. University Park Press, Baltimore.
- Bolker, B. M. 2008. *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press.
- Bond, G., B. Kromer, J. Beer, R. Muscheler, M. N. Evans, W. Showers, S. Hoffmann, R. Lotti-Bond, I. Hajdas, and G. Bonani. 2001. Persistent solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. *Science* **294**:2130-2136.
- Bond, G., W. Showers, M. Cheseby, R. Lotti, P. Almasi, P. Demenocal, P. Priore, H. Cullen, I. Hajdas, and G. Bonani. 1997. A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates. *Science* **278**:1257-1266.
- Borcard, D., F. Gillet, and P. Legendre. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.

- Boremansé, D. 1998. Hach Winik: The Lacandon Maya of Southern Chiapas Mexico. Institute for Mesoamerican Studies Monograph. University of Albany, Albany.
- Boyle, J. 2000. Rapid elemental analysis of sediment samples by isotope source XRF. *Journal of Paleolimnology* **23**:213-221.
- Bradbury, J. P. 1989. Late Quaternary lacustrine paleoenvironments in the Cuenca of Mexico. *Quaternary Science Reviews* **8**:75-100.
- Bradbury, J. P. 1997. Sources of glacial moisture in Mesoamerica. *Quaternary International* **43/44**:97-110.
- Bradley, R. S. 1999. *Paleoclimatology*. Academic Press, Burlington.
- Brandon, K., L. J. Gorenflo, A. S. L. Rodrigues, and R. W. Waller. 2005. Reconciling biodiversity conservation, people, protected areas, and agricultural suitability in Mexico. *World Development* **33**:1403-1418.
- Brenner, M., B. Leyden, and M. W. Binford. 1990. Recent sedimentary histories of shallow lakes in the Guatemalan savannas. *Journal of Paleolimnology* **4**:239-252.
- Brenner, M., M. F. Rosenmeier, D. A. Hodell, and J. H. Curtis. 2002. Paleolimnology of the Maya lowlands. *Ancient Mesoamerica* **13**:141-157.
- Bridgewater, S., J. A. Ratter, and P. Furley. 2002. VEGETATION CLASSIFICATION AND FLORISTICS OF THE SAVANNAS AND ASSOCIATED WETLANDS OF THE RIO BRAVO CONSERVATION AND MANAGEMENT AREA, BELIZE. *Edinburgh Journal of Botany* **59**:421-442.
- Bush, M. B. 1991. Modern pollen-rain data from South and Central America: A test of the feasibility of fine resolution lowland tropical palynology. *The Holocene* **1**:162-167.
- Bush, M. B. 1995. Neotropical plant reproductive strategies and fossil pollen representation. *American Naturalist* **145**:594-609.
- Bush, M. B. 2002a. Distributional change and conservation on the Andean flank: A palaeoecological perspective. *Global Ecology and Biogeography* **11**:463-467.
- Bush, M. B. 2002b. On the interpretation of fossil Poaceae pollen in the lowland humid neotropics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **177**:5-17.
- Bush, M. B. and P. A. Colinvaux. 1990. A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. *Journal of Vegetation Science* **1**:105-119.
- Caballero, M., B. Ortega, F. Valadez, S. E. Metcalfe, J. L. Macias, and Y. Sugiura. 2002. Sta. Cruz Atizapán: a 22-ka lake level record and climatic implications for the late Holocene human occupation in the Upper Lerma Basin, Central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **186**:217-235.
- Caballero-Miranda, M., M. S. Lozano-García, B. Ortega-Guerrero, J. Urrutia-Fucugauchi, and J. L. Macias. 1999. Environmental characteristics of Lake Tecocomulco, northern basin of Mexico, for the last 50,000 years. *Journal of Paleolimnology* **22**:399-411.
- Carrillo-Bastos, A., G. A. Islebe, N. Torrescano-Valle, and N. E. González. 2010. Holocene vegetation and climate history of central Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico. *Review of Palaeobotany & Palynology* **160**:189-196.

- Cheng, H., D. Fleitmann, R. L. Edwards, X. Wang, F. W. Cruz, A. S. Auler, A. Mangini, Y. Wang, X. Kong, S. J. Burns, and A. Matter. 2009. Timing and structure of the 8.2 kyr B.P. event inferred from $\delta^{18}\text{O}$ records of stalagmites from China, Oman, and Brazil. *Geology* **37**:1007-1010.
- Christensen, J. H., B. Hewitson, A. Busuioc, A. Chen, X. Gao, R. Held, R. Jones, R. K. Kolli, W.-T. Kwon, R. Laprise, V. Magaña Rueda, L. Mearns, C. G. Menéndez, J. Räisänen, A. Rinke, A. Saar, and P. Whetton. 2007. Regional climate projections. *in* S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Avery, M. Tignor, and H. L. Miller, editors. *Climate change 2007: The physical science basis. Fourth Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA.
- Cohen, A. S. 2003. *Paleolimnology: The history and evolution of lake systems*. Oxford University Press, New York.
- Coleman, J. S., K. D. M. McConnaughay, and D. D. Ackerly. 1993. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology and Evolution* **9**:187-191.
- Colinvaux, P., P. E. de Olivera, and P. J. E. Moreno. 1999. *Amazon Pollen Manual and Atlas*. Harwood Academic Publishers, Amsterdam.
- CONANP. 2006. Programa de Conservación y manejo Área de Protección de Flora y Fauna Naha. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Mexico, D.F.
- Connel, J. H., J. G. Tracey, and L. J. Webb. 1984. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factor maintaining rain forest tree diversity. *Ecological Monographs* **54**:141-164.
- Conroy, J. L., J. T. Overpeck, J. E. Cole, T. M. Shanahan, and M. Steinitz-Kannan. 2008. Holocene changes in eastern tropical Pacific climate inferred from a Galápagos lake sediment record. *Quaternary Science Reviews* **27**:1166-1180.
- Contreras-Cortés, L. E. 2011. PERCEPCIÓN Y MANEJO DE LOS RECURSOS NATURALES EN LA COMUNIDAD LACANDONA DE NAHÁ, CHIAPAS. Colegio de postgraduados, Puebla.
- Correa-Metrio, A. 2010. Climate and vegetation of the Yucatan Peninsula during the Late Pleistocene. Florida Institute of Technology. PhD dissertation, Melbourne FL.
- Correa-Metrio, A. and M. B. Bush. 2012. The late Quaternary in the Central American lowlands. An 86,000-year-long history of regional environmental response to global climate change. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG, Saarbrücken, Deutschland.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, K. R. Cabrera, S. Sully, M. Brenner, D. A. Hodell, J. Escobar, and T. Guilderson. 2012a. Rapid climate change and no-analog vegetation in lowland Central America during the last 86,000 years. *Quaternary Science Reviews* **38**:63-75.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, D. A. Hodell, M. Brenner, J. Escobar, and T. Guilderson. 2012b. The influence of abrupt climate change on the ice-age vegetation of the Central American lowlands. *Journal of Biogeography* **39**:497-509.
- Correa-Metrio, A., M. B. Bush, L. Pérez, A. Schwalb, and K. R. Cabrera. 2011a. Pollen distribution along climatic and biogeographic gradients in northern Central America. *The Holocene* **21**:681-692.

- Correa-Metrio, A., K. R. Cabrera, and M. B. Bush. 2010. Quantifying ecological change through Discriminant Analysis: a paleoecological example from the Peruvian Amazon. *Journal of Vegetation Science* **21**:695-704.
- Correa-Metrio, A., Y. Dechnik, M. S. Lozano-García, and M. Caballero. 2014. Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological change from fossil data sets. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* **66**:135-143.
- Correa-Metrio, A., J. A. Meave, S. Lozano-García, and M. B. Bush. 2014b. Environmental determinism and neutrality in vegetation at millennial time scales. *Journal of Vegetation Science*:DOI: 10.1111/jvs.12129.
- Correa-Metrio, A., D. H. Urrego, K. R. Cabrera, and M. B. Bush. 2011b. paleoMAS: Paleoecological Analysis. The R Project for Statistical Computing. <http://CRAN.R-project.org/package=paleoMAS>.
- Curtis, J. H., M. Brenner, D. A. Hodell, R. A. Balsler, G. A. Islebe, and H. Hooghiemstra. 1998. A multi-proxy study of Holocene environmental change in the Maya lowlands of Peten, Guatemala. *Journal of Paleolimnology* **19**:139-159.
- Davis, M. B. and R. G. Shaw. 2001. Range Shifts and Adaptative Responses to Quaternary Climate Change. *Science* **292**:673-679.
- Dearing, J. A., B. A. Maher, and F. Oldfield. 1985. Geomorphological linkages between soils and sediments: the role of magnetic measurements. Pages 245–266 *in* K. S. Richards and R. R. Arnett, editors. *Geomorphology and Soils*. George Allen and Unwin, London.
- Deevey, K. A., M. Brenner, M. S. Flannery, and G. H. Yezdani. 1980. Lakes Yaxha and Scanab, Peten, Guatemala: limnology and hydrology. *Archives of Hydrobiology* **57**:419-460.
- Delcourt, H. R. and P. A. Delcourt. 1991. *Quaternary Ecology: A paleoecological perspective*. Chapman & Hall, Cornwall, UK.
- Domínguez-Vásquez, G. and G. A. Islebe. 2008. Protracted drought during the late Holocene in the Lacandon rain forest, Mexico. *Vegetation History and Archaeobotany* **17**:327-333.
- Erdtman, G. 1952. *An introduction to Palynology I. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Almqvist and Wiksell, Stockholm.
- Eroza, E. 2006. *Lacandones: Pueblos indígenas del México contemporáneo*, México, DF.
- Eugster, H. P. and L. A. Hardie. 1978. *Lakes, Chemistry, Geology, Physics*. *in* A. Lerman, editor. *Saline lakes*. Springer, Berlin.
- Faegri, K. 1966. Some problems of representativity in pollen analysis. *Palaeobotanist* **15**:135-140.
- Faegri, K. and J. Iversen. 1989. *Textbook of pollen analysis*. 4th edition. Wiley, Chichester.
- Fairbanks, R. G., R. A. Mortlock, T.-C. Chiu, L. Cao, A. Kaplan, T. P. Guilderson, T. W. Fairbanks, A. L. Bloom, P. M. Grootes, and M.-J. Nadeau. 2005. Radiocarbon calibration curve spanning 0 to 50,000 years BP based on paired ²³⁰Th/ ²³⁴U/ ²³⁸U and ¹⁴C dates on pristine corals. *Quaternary Science Reviews* **24**:1781-1796.
- Ford, A. and R. Nigh. 2009. Origins of the Maya Forest Garden: Maya resource management. *Journal of Ethnobiology* **29**:213-236.

- Gagan, M. K., I. K. Ayliffe, J. W. Beck, J. E. Cole, E. R. M. Druffel, R. B. Dunbar, and D. P. Schrag. 2000. New views of tropical paleoclimates from corals. *Quaternary Science Reviews* **19**:45-64.
- Gelman, A. and J. Hill. 2007. *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press, New York.
- Gornitz, V. 2009. *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Springer.
- Groot, M. H. M., R. G. Bogotá, L. J. Lourens, H. Hooghiemstra, M. Vriend, J. C. Berrio, E. Tuenter, J. van der Plicht, B. van Geel, M. Ziegler, S. L. Weber, A. Betancourt, L. Contreras, S. Gaviria, C. Giraldo, N. González, J. H. F. Jansen, M. Konert, D. Ortega, O. Rangel, G. Sarmiento, J. Vandenberghe, T. van der Hammen, M. van der Linden, and W. Westerhoff. 2011. Ultra-high resolution pollen record from the northern Andes reveals rapid shifts in montane climates within the last two glacial cycles. *Climate of the Past* **7**:299-316.
- Guariguata, M. R. and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**:185-206.
- Haug, G. H., D. Gunther, L. C. Peterson, D. M. Sigman, K. A. Hughen, and B. Aeschlimann. 2003. Climate and the collapse of Maya civilization. *Science* **299**:1731-1734.
- Haug, G. H., K. A. Hughen, D. M. Sigman, L. C. Peterson, and U. Rohl. 2001. Southward migration of the Intertropical Convergence Zone through the Holocene. *Science* **293**:1304-1308.
- Hill, M. O. and H. G. Gauch. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* **42**:41-58.
- Hillesheim, M. B., D. A. Hodell, B. W. Leyden, M. Brenner, J. H. Curtis, F. S. Anselmetti, D. Ariztegui, D. G. Buck, T. P. Guilderson, M. F. Rosenmeier, and D. W. Schnurrenberger. 2005. Climate change in lowland Central America during the late deglacial and early Holocene. *Journal of Quaternary Science* **20**:363-376.
- Hodell, D. A., F. S. Anselmetti, D. Ariztegui, M. Brenner, J. H. Curtis, A. Gilli, A. Grzesik, T. J. Guilderson, A. D. Müller, M. B. Bush, A. Correa-Metrio, J. Escobar, and S. Kutterolf. 2008. An 85-ka record of climate change in lowland Central America *Quaternary Science Reviews* **27**:1152-1165.
- Hodell, D. A., M. Brenner, J. H. Curtis, and T. Guilderson. 2001. Solar forcing of drought frequency in the Maya lowlands. *Science* **292**:1367-1370.
- Hodell, D. A., J. H. Curtis, and M. Brenner. 1995. Possible role of climate in the collapse of ancient Maya civilization. *Nature* **357**:391-394.
- Hodell, D. A., J. H. Curtis, G. A. Jones, A. Higuera-Gundy, M. Brenner, M. W. Binford, and K. T. Dorsey. 1991. Reconstruction of Caribbean climate change over the past 10,500 years. *Nature* **352**:790-793.
- Houlahan, J. E., D. J. Currie, K. Cottenie, G. S. Cumming, S. K. M. Ernest, C. S. Findlay, S. D. Fuhlendorf, U. Gaedke, P. Legendre, J. J. Magnuson, B. H. McArdle, E. H. Muldavin, D. Noble, R. Russell, R. D. Stevens, T. J. Willis, I. P. Woiod, and S. M. Wondzell. 2007. Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:3273-3277.

- Hurley, J. 2007. ECONOMIC AND SOCIAL CHANGE IN THE LACANDON COMMUNITY OF NAHÁ. Texas State University, Texas.
- INEGI. 1981. Guías para la interpretación cartográfica, Geología., INEGI, México.
- INEGI. 1985. Guías para la interpretación cartográfica, Edafología. INEGI, México
- Islebe, G. A., H. Hooghiemstra, M. Brenner, J. H. Curtis, and D. A. Hodell. 1996. A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *The Holocene* **6**:265-271.
- Jones, B. F. and C. J. Bowse. 1978. Lakes: Chemistry, Geology, Physics. Pages 179–235 in A. Lerman, editor. *The mineralogy and related chemistry of lake sediments*. Springer-Verlag, New York.
- Juggins, S. 2007. C2. Page Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation, Newcastle, England.
- Kasper, T., P. Frenzel, T. Haberzettl, A. Schwarz, G. Daut, S. Meschner, J. Wang, L. Zhu, and R. Mäusbacher. 2013. Interplay between redox conditions and hydrological changes in sediments from Lake Nam Co (Tibetan Plateau) during the past 4000 cal BP inferred from geochemical and micropaleontological analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **392**:261-271.
- Krukowski, S. T. 1988. Sodium metatungstate; a new heavy-mineral separation medium for the extraction of conodonts from insoluble residues. *Journal of Paleontology* **62**:314-316.
- Last, W. M. and J. P. Smol, editors. 2001. *Physical and Geochemical Methods*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Lea, D. W., D. K. Pak, and H. L. Spero. 2000. Climate impact of late Quaternary equatorial Pacific sea surface temperature variations. *Science* **289**:1719-1724.
- Legendre, P. and L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific, Oxford.
- Lenton, T. M. 2011. Early warning of climate tipping points. *Nature Clim. Change* **1**:201-209.
- Lenton, T. M., H. Held, E. Kriegler, J. W. Hall, W. Lucht, S. Rahmstorf, and H. J. Schellnhuber. 2008. Tipping elements in the Earth's climate system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **105**:1786-1789.
- Leyden, B. W. 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **81**:4856-4859.
- Leyden, B. W. 1985. Late Quaternary aridity and Holocene moisture fluctuations in the Lake Valencia basin, Venezuela. *Ecology* **66**:1279-1295.
- Leyden, B. W. 1987. Man and climate in the Maya lowlands. *Quaternary Research* **28**:407-414.
- Leyden, B. W. 1995. Evidence of the Younger Dryas in Central America. *Quaternary Science Reviews* **14**:833-839.
- Leyden, B. W. 2002. Pollen evidence for climatic variability and cultural disturbance in the Maya lowlands. *Ancient Mesoamerica* **13**:85-101.
- Leyden, B. W., M. Brenner, D. A. Hodell, and J. A. Curtis. 1993. Late Pleistocene climate in the Central American lowlands. *Geophysical Monograph* **78**:165-178.

- Leyden, B. W., M. Brenner, D. A. Hodell, and J. H. Curtis. 1994. Orbital and internal forcing of climate on the Yucatan Peninsula for the past ca. 36 ka. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **109**:193-210.
- López-Pérez, Y., J. D. Tejero-Díez, A. N. Torres-Díaz, and I. Luna-Vega. 2011. Flora del bosque mesófilo de montaña y vegetación adyacente en Avándaro, Valle de Bravo, estado de México, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*:35-53.
- Lozano-Garcia, M. S. 1989. Palinología y paleoambientes pleistocenos de la cuenca de México. *Geofísica Internacional* **28**:335-362.
- Lozano-Garcia, M. S., B. Ortega-Guerrero, M. Caballero-Miranda, and J. Urrutia-Fucugauchi. 1993. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Chalco Lake, Central Mexico. *Quaternary Research* **40**:332-342.
- Lozano-Garcia, M. S. and L. Vázquez-Selem. 2005. A high-elevation Holocene pollen record from Iztaccíhuatl volcano, central Mexico. *The Holocene* **15**:329-338.
- Lozano-Garcia, M. S. and M. S. Xelhuantzi-López. 1997. Some problems with the late Quaternary pollen records of Central Mexico: Basins of Mexico and Zacapu. *Quaternary International* **43/44**:117-123.
- Magaña, V., J. A. Amador, and S. Medina. 1999. The Midsummer Drought over Mexico and Central America. *Journal of Climate* **12**:1577-1588.
- Magaña, V. O., J. L. Vázquez, J. L. Pérez, and J. B. Pérez. 2003. Impact of El Niño on precipitation in Mexico. *Geofísica Internacional* **42**:313-330.
- Maher, B. A. and R. Thompson. 1999. *Quaternary Climates, Environments and Magnetism*. Cambridge University Press.
- March, I. J. 1998. Los Mayas Lacandones Hach Winik. Problemas y potenciales para el desarrollo de un grupo indígena minoritario. . ECOSUR, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Marchant, R., L. Almeida, H. Behling, J. C. Berrio, M. Bush, A. Cleef, J. Duivenvoorden, M. Kappelle, P. de Oliveira, A. T. de Oliveira-Filho, S. Lozano-Garcia, H. Hooghiemstra, M.-P. Ledru, B. Ludlow-Wiechers, V. Markgraf, V. Mancini, M. Paez, A. Preto, O. Rangel, and M. L. Salgado-Labouriau. 2002. Distribution and ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latin American Pollen Database. *Review of Palaeobotany and Palynology* **121**:1-75.
- Marcott, S. A., J. D. Shakun, P. U. Clark, and A. C. Mix. 2013. A reconstruction of regional and global temperature for the past 11,300 years. *Science* **339**:1198-1221.
- Mayewski, P. A., E. E. Rohling, J. C. Stager, W. Karlén, K. A. Maasch, L. D. Meeker, E. A. Meyerson, F. Gasse, S. van Kreveld, K. Holmgren, J. Lee-Thorp, G. Rosqvist, F. Rack, and M. Staubwasser. 2004. Holocene climate variability. *Quaternary Research* **62**:243-255.
- McLachlan, J. S., J. Clark, and P. Manos. 2005. Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change scenarios. *Ecology* **86**:2088-2098.
- McNeil, C. L. 2012. Deforestation, agroforestry, and sustainable land management practices among the Classic period Maya. *Quaternary International* **249**:19-30.

- Meave, J. and M. Kellman. 1994. Maintenance of rain forest diversity in riparian forests of tropical savannas: implications for species conservation during Pleistocene drought. *Journal of Biogeography* **21**:121-135.
- Medina-Elizalde, M. n., S. J. Burns, D. W. Lea, Y. Asmerom, L. von Gunten, V. Polyak, M. Vuille, and A. Karmalkar. 2010. High resolution stalagmite climate record from the Yucatán Peninsula spanning the Maya terminal classic period. *Earth and Planetary Science Letters* **298**:255-262.
- Metcalf, S. E., S. L. O'Hara, M. Caballero, and S. J. Davies. 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climate change in Mexico- a review. *Quaternary Science Reviews* **19**:699-721.
- Meyers, P. and E. Lallier-Vergos. 1999. Lacustrine Sedimentary Organic Matter Records of Late Quaternary Paleoclimates. *Journal of Paleolimnology* **21**:345-372.
- Meyers, P. A. 2003. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: a summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic Geochemistry* **34**:261-289.
- Middleton, V., M. Coniglio, L. A. Hardie, and F. J. Longstaffe. 2005. *Encyclopedia of Sediments and Sedimentary Rocks*. Springer.
- Miranda, F. and E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Montade, V., M.-P. Ledru, J. Burte, E. S. P. R. Martins, C. F. Verola, I. R. d. Costa, and F. H. Magalhães e Silva. 2014. Stability of a Neotropical microrefugium during climatic instability. *Journal of Biogeography* **41**:1215-1226.
- Moy, C. M., G. O. Seltzer, D. T. Rodbell, and D. M. Anderson. 2002. Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature* **420**:162-165.
- Mueller, A. D., F. Anselmetti, D. Ariztegui, M. Brenner, D. A. Hodell, J. H. Curtis, J. Escobar, A. Gilli, D. A. Grzesik, T. P. Guilderson, S. Kutterolf, and M. Plötze. 2010. Late Quaternary palaeoenvironment of northern Guatemala: evidence from deep drill cores and seismic stratigraphy of Lake Petén Itzá. *Sedimentology* **57**:1220-1245.
- Mueller, A. D., G. A. Islebe, M. B. Hillesheim, D. A. Grzesik, F. S. Anselmetti, D. Ariztegui, M. Brenner, J. H. Curtis, D. A. Hodell, and K. A. Venz. 2009. Climate drying and associated forest decline in the lowlands of northern Guatemala during the Holocene. *Quaternary Research* **71**:133-141.
- Nelson, D. M. and F. S. Hu. 2008. Patterns and drivers of Holocene vegetational change near the prairie–forest ecotone in Minnesota: revisiting McAndrews' transect. *New Phytologist* **179**:449-459.
- Oksanen, J., G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2009. vegan: Community Ecology Package. The R Project for Statistical Computing. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Ortega, B., C. Caballero, S. Lozano, I. Israde, and G. Vilaclara. 2002. 52 000 years of environmental history in Zacapu basin, Michoacan, Mexico: the magnetic record. *Earth and Planetary Science Letters* **202**:663-675.

- Padilla-Sánchez, R. J. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*:19-42.
- PAGES. 2009. Science Plan and Implementation Strategy. IGBP Report No. 57.
- Palka, J. 2005. *Unconquered Lacandon Maya: ethnohistory and archaeology of indigenous culture change*. University Press of Florida, Gainesville, Florida.
- Palka, J. W. 2009. Historical Archaeology of Indigenous Culture Change in Mesoamerica. *J Archaeol Res* **17**:297-346.
- Pérez, L., P. Frenzel, M. Brenner, J. Escobar, P. Hoelzmann, B. Scharf, and A. Schwalb. 2011. Late Quaternary (24-10 ka BP) environmental history of the Neotropical lowlands inferred from ostracodes in sediments of Lago Petén Itzá, Guatemala. *Journal of Paleolimnology* **46**:59-74.
- Perry, C. and K. Taylor. 2006. *Environmental Sedimentology*. Wiley.
- Peterson, L. C. and G. H. Haug. 2006. Variability in the mean latitude of the Atlantic Intertropical Convergence Zone as recorded by riverine input sediments to the Cariaco Basin (Venezuela). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **234**:97-113.
- Peterson, L. C., G. H. Haug, K. A. Hughen, and U. Röhl. 2000. Rapid changes in the Hydrologic cycle of the Tropical Atlantic during the Last Glacial. *Science* **290**:1947-1951.
- Prentice, I. C., P. J. Bartlein, and T. Webb III. 1991. Vegetation and climate change in eastern North America since the last glacial maximum. *Ecology* **72**:2038-2056.
- R Core Team. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rice, D. S. 1996. Paleolimnological Analysis in the Central Petén, Guatemala. Pages 193-206 *in* S. L. Fedick, editor. *The Managed Mosaic: Ancient Maya Agriculture and Resource Use*. University of Utah.
- Romero-Centeno, R., J. Zavala-Hidalgo, A. Gallegos-James, and O. B. J. 2003. Isthmus of Tehuantepec Wind Climatology and ENSO Signal. *Journal of Climate* **16**:2628-2639.
- Rosenmeier, M., D. Hodell, M. Brenner, J. Curtis, J. Martin, F. Anselmetti, D. Ariztegui, and T. Guilderson. 2002. Influence of vegetation change on watershed hydrology: implications for paleoclimatic interpretation of lacustrine $\delta^{18}\text{O}$ records. *Journal of Paleolimnology* **27**:117-131.
- Roubik, D. W. and P. J. E. Moreno. 1991. *Pollen and Spores of Barro Colorado Island*. Monographs in Systematic Botany 36, Missouri Botanical Garden.
- Roy, A. J. and M. S. Lachinet. 2010. Late Quaternary glaciation and equilibrium-line altitudes of the Mayan Ice Cap, Guatemala, Central America. *Quaternary Research* **74**:1-7.
- Roy, P. D., M. P. Jonathan, L. L. Pérez-Cruz, M. M. Sánchez-Córdova, J. D. Quiroz-Jiménez, and F. M. Romero. 2012. A millennial-scale Late Pleistocene–Holocene palaeoclimatic record from the western Chihuahua Desert, Mexico. *Boreas* **41**:707-718.
- Ruddiman, W. F. 2007. *Earth's Climate: Past and Future*.
- Rull, V. 2009. Microrefugia. *Journal of Biogeography* **36**:481-484.

- Rzedowski, J. 1992. Diversidad y origen de la flora fanerogámica de México. Pages 313-335 in G. Halffter, editor. La diversidad biológica de Iberoamérica I. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo / Instituto de Ecología, ac/Secretaría de Desarrollo Social, Xalapa-México.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Pages 129-145 in T. P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, editors. Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Page 504 pp. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F.
- Schulter, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology* **65**:998-1005.
- Sharer, R. J. 1998. La Civilización maya. Fondo De Cultura Economica USA.
- Stockmarr, J. 1972. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et Spore* **XIII**:615-621.
- Stuart, N., T. Barratt, and C. Place. 2006. Classifying the Neotropical savannas of Belize using remote sensing and ground survey. *Journal of Biogeography* **33**:476-490.
- Sugita, S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments theory and method in patchy vegetation. *Journal of Ecology* **82**:881-897.
- Sun, D., J. Bloemendal, D. K. Rea, J. Vandenberghe, F. Jiang, Z. An, and R. Su. 2002. Grain-size distribution function of polymodal sediments in hydraulic and aeolian environments, and numerical partitioning of the sedimentary components. *Sedimentary Geology* **152**:263-277.
- ter Braak, C. J. F. 1986. Cononical correspondence analysis: A new wigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**:1167-1179.
- Thompson, R., G. M. Turner, M. Stiller, and A. Kaufman. 1895. Near East palaeomagnetic secular variation recorded in sediments from the Sea of Galilee (Lake Kinneret). *Quat. Res* **23**:175-188.
- Torres, V., J. Vandenberghe, and H. Hooghiemstra. 2005. An environmental reconstruction of the sediment infill of the Bogotá basin (Colombia) during the last 3 million years from abiotic and biotic proxies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **226**:127-148.
- Trenberth, K. E. 1997. The definition of El Niño. *Bulletin of the American Meteorological Society* **78**:2771-2777.
- Tzedakis, P. C., I. T. Lawson, M. R. Frogley, G. M. Hewitt, and R. C. Preece. 2002. Buffered Tree Population Changes in a Quaternary Refugium: Evolutionary Implications. *Science* **297**:2044-2047.
- UNEP. 2008. Annual Report.
- Vázquez-Castro, G., B. Ortega, A. Rodríguez, M. Caballero, and S. Lozano. 2008. Mineralogía magnética como indicador de sequía en los sedimentos lacustres de los últimos ca. 2,600 años de Santa María del Oro, occidente de México. *Revista mexicana de ciencias geológicas* **25**:21-38.
- Venables, W. N. and B. D. Ripley. 2002. Modern applied statistics with S. 4th edition. Springer, New York.

- Wahl, D., R. Byrne, T. Schreiner, and R. Hansen. 2006. Holocene vegetation change in the northern Peten and its implications for Maya prehistory. *Quaternary Research* **65**:380-389.
- Waliser, D. E. and C. Gautier. 1993. A satellite-derived climatology of the ITCZ. *Journal of Climate* **6**:2162-2174.
- Wang, C., D. B. Enfield, S. K. Lee, and C. W. Landsea. 2006. Influences of the Atlantic Warm pool on Western Hemisphere summer rainfall and Atlantic hurricanes. *Journal of Climate* **19**:3011-3028.
- Wang, C. and S.-K. Lee. 2007. Atlantic warm pool, Caribbean low-level jet, and their potential impact on Atlantic hurricanes. *Geophysical Research Letters* **34**:L02703.
- Wetzel, R. G. and G. E. Likens. 2000. *Limnological analysis*. 3rd edition. Springer, Stuttgart.
- Whitmore, T. J., M. Brenner, J. H. Curtis, B. H. Dahlin, and B. W. Leyden. 1996. Holocene climatic and human influences on lakes of the Yucatan Peninsula, Mexico: an interdisciplinary, palaeolimnological approach. *The Holocene* **6**:273-287.
- Williamson, D., A. Jelinowska, C. Kissel, P. Tucholka, E. Gibert, F. Gasse, M. Massault, M. Taieb, E. Van Campo, and K. Wieckowski. 1998. Mineral-magnetic proxies of erosion/oxidation cycles in tropical maar-lake sediments (Lake Tritrivakely, Madagascar): paleoenvironmental implications. *Earth and Planetary Science Letters* **155**:205-219.
- Woodruff, J. D., J. P. Donnelly, D. Mohrig, and W. R. Geyer. 2008. Reconstructing Relative Flooding Intensities Responsible for Hurricane-induced Deposits from Laguna Playa Grande, Vieques, Puerto Rico. *Geology* **36**:391-394.
- Worbes, M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* **87**:391-403.
- Wright, H. E. 1967. A square-rod piston sampler for lake sediments. *Journal of Sedimentary Research* **37**:975-976.
- Yaeger, J. and D. Hodell. 2008. Climate-culture-environment interactions and the collapse of Classic Maya civilization. Pages 187-242 *El Nino, Catastrophism, and Culture Change in Ancient America*. Harvard University, Washington, D.C.