

Representatividad de la lluvia moderna de polen en los paisajes de la sección norte de la Ecorregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz.

Revista Científica



Modern pollen rain representativity of the northern landscape of the Lachuá ecoregion, Cobán, Alta Verapaz.

del Cid López, Carla Paola; Avendaño, Carlos Enrique

Carla Paola del Cid López

antheos.carla@gmail.com

Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala.

2Grupo de Ciencias de la Tierra y Soberanía Local.

3Proyecto Arqueológico Salinas de los Nueve Cerros., Guatemala

Carlos Enrique Avendaño

info@carlosavendano.org

Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala.

2Grupo de Ciencias de la Tierra y Soberanía Local.

3Proyecto Arqueológico Salinas de los Nueve Cerros., Guatemala

Revista Científica

Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala

ISSN-e: 2224-5545

Periodicidad: Semestral

vol. 30, núm. 2, 2022

almadariaga1@gmail.com

Recepción: 14 Mayo 2021

Aprobación: 02 Mayo 2022

URL: <http://portal.amelica.org/ameli/journal/50/502701017/>

DOI: <https://doi.org/1054495/Rev.Cientifica.v30i2.278>

Autor de correspondencia: antheos.carla@gmail.com

a. Los autores/as conservan los derechos de autor y ceden a la revista el derecho de la primera publicación, con el trabajo registrado con la licencia de atribución de Creative Commons 4.0, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista. b. Los autores/as pueden realizar otros acuerdos contractuales independientes y adicionales para la distribución no exclusiva de la versión del artículo publicado en esta revista (p. ej., incluirlo en un repositorio institucional o publicarlo en un libro) siempre que indiquen claramente que el trabajo se publicó por primera vez en esta revista. c. Se permite y recomienda a los autores/as a compartir su trabajo en línea (por ejemplo: en repositorios institucionales o páginas web personales) antes y durante el proceso de envío del manuscrito, ya que puede conducir a intercambios productivos, a una mayor y más rápida citación del trabajo publicado.



Resumen: Las modificaciones históricas del paisaje pueden ser evaluadas mediante reconstrucciones paleoecológicas, y en este contexto el análisis del espectro de polen es útil como una herramienta en la representación de la variabilidad ambiental. Este espectro o “lluvia de polen” se ha utilizado extensamente para evaluar la estructura paisajística desde la escala local hasta la regional. En el presente estudio se contrasta cómo diferentes condiciones paisajísticas del norte de la Ecorregión Lachuá son representados por el espectro polínico moderno en comparación con la composición de la vegetación.

Se colectaron plantas en parcelas modificadas de Whittaker (50 x 20 m) y polen de colchones de musgo (i.e., trampas naturales). Luego de las determinaciones taxonómicas de plantas y polen, se elaboraron diagramas comparativos de composición y abundancias en diferentes condiciones de paisaje (i.e., alta y baja cobertura boscosa). La representatividad entre la vegetación y el polen, a través del cálculo del índice de Davis (A), se consideró relativamente baja, alrededor de 10 %. Según el índice de Davis, el polen de las familias *Arecaceae* ($A = 1$) *Apocynaceae* ($A = .67$), *Fabaceae* ($A = .89$) y *Poaceae* ($A = .56$) pueden ser utilizados como indicadores de la vegetación en diferentes condiciones paisajísticas. Un factor clave que puede eliminar las limitantes del polen como indicador, es incrementar la certeza taxonómica, además de explorar con mayor profundidad la relación vegetación-polen no solamente en la dimensión horizontal forestal, sino también en la vertical.

Palabras clave: Tafonomía, síndrome de dispersión, fragmentación, Bosque Tropical Lluvioso, calibración neoecológica.

Abstract: Historical landscape modifications can be assessed through paleoecological reconstructions, where pollen spectra have become a helpful tool for analyzing environmental variability representation. Furthermore, these spectra have been utilized to assess landscape structure across scales, from the local to the regional. In this study, we have contrasted how land use uses from the northern landscapes of the Lachuá ecoregion are represented by pollen spectra compared to vegetation composition.

Historical landscape modifications can be assessed through paleoecological reconstructions, where pollen spectra have become a helpful tool for analyzing environmental variability

Esta obra está bajo una [Licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional](#).

representation. Furthermore, these spectra have been utilized to assess landscape structure across scales, from the local to the regional. In this study, we have contrasted how land use uses from the northern landscapes of the Lachuá ecoregion are represented by pollen spectra compared to vegetation composition.

We collected plants in modified Whittaker plots (50 x 20 m) and pollen from moss pollsters (i.e., natural pollen traps). After taxonomic plant and pollen determination, we built comparative diagrams to analyze composition and abundances in the different landscape conditions (i.e., high and low forest cover). According to the Davis Index (A) calculations, representativity between pollen and plants was considered relatively low, around 10%. It was determined that the families *Arecaceae* ($A = 1$) *Apocynaceae* ($A = .67$), *Fabaceae* ($A = .89$) and *Poaceae* ($A = .56$) could be used as indicators of vegetation under different landscape conditions. A factor that can improve the use of pollen rain as an indicator is increasing taxonomic certainty, parallel to developing more profound studies about the vegetation-pollen relationship, not only across the horizontal forest dimension but also across the vertical.

Keywords: Taphonomy, dispersal syndrome, fragmentation, Tropical Rain Forest, neoecological calibration.

INTRODUCCIÓN

La tendencia global hacia la reducción de cobertura vegetal ha generado la pérdida masiva de especies y una alteración drástica en las dinámicas poblacionales a nivel de la biosfera (Rockström et al., 2009), y en el caso de la Ecorregión Lachuá, aproximadamente 50% de la cobertura vegetal se ha reducido en los últimos 50 años (Avendaño et al., 2005; Méndez, et al., 2008). Bajo el enfoque convencional de estudios ecológicos se dificulta la evaluación de la integridad del paisaje desde una perspectiva de largo plazo, la cual analiza dinámicas en la escala de décadas (Avendaño et al., 2005; López, 2009; Monzón, 1999). Las modificaciones del paisaje ocurridos desde hace cientos o miles de años, pueden ser evaluadas mediante reconstrucciones paisajísticas utilizando indicadores biológicos de amplia representatividad y preservación temporal, como el polen (Faegri & Iversen, 1964). Sin embargo, previo a desarrollar una reconstrucción paisajística, o paleoecológica, se requiere la caracterización del par moderno-pasado de dichos indicadores para evaluar la fidelidad de la representación. En este sentido, el polen ha sido ampliamente utilizado como un indicador de la composición vegetal paisajística, y recientemente su estudio se ha incrementado en los trópicos (Berrio et al., 2012; Domínguez-Vásquez et al., 2004; Gosling et al., 2009; Islebe & Hooghiemstra 1999; Islebe et al., 2001).

Al estudiar polen como indicador paisajístico, es importante entender cómo los granos individuales son liberados desde las anteras florales, cómo quedan suspendidos en el ambiente, y cómo se depositan y preservan en superficies ambientales (e.g., suelo, colchones de musgo y sedimentos de cuerpos de agua) (Avendaño, 2012; Cajas, 2009). La proteína que compone la pared del grano de polen, la esporopolenina, por un lado, se diferencia morfológicamente a nivel específico lo que facilita la diferenciación de distintos tipos vegetales; y, por otro lado, la durabilidad proteínica, permite su preservación por miles de años, lo que en conjunto

NOTAS DE AUTOR

antheos.carla@gmail.com

convierte al polen en un indicador biológico ideal, que ha sido estudiado en registros fósiles de hasta millones de años (Faegri & Iversen, 1964; Torres et al., 2005).

El polen ha sido utilizado como un indicador indirecto de la estructura vegetal, ya que sus espectros representan la estructura de la vegetación y las variables ambientales de un área (Reese & Liu, 2005; Lisitsyna et al., 2012). A través del estudio de espectros de polen pueden establecerse reconstrucciones de paisajes pasados; pero a pesar de ello, en ambientes tropicales como los de Guatemala, los estudios de calibración son escasos (Domínguez-Vásquez et al., 2004; Islebe & Hooghiemstra 1999; Islebe et al., 2001). En este estudio pionero en Guatemala se describió la complejidad paisajística de la parte norte de la Ecoregión Lachuá, ubicada en el municipio de Cobán, Alta Verapaz. Se realizó la comparación cuantitativa del espectro polínico moderno (i.e., proporciones de tipos de granos de polen) con la composición vegetal en remanentes boscosos, y así se determinó la representatividad (i.e., composición de tipos de polen) con la vegetación circundante. En este estudio, por un lado, se discutieron la variabilidad y limitaciones del espectro de polen como indicador de la vegetación en diferentes usos del suelo de una región tropical. Por otro lado, se recomiendan factores metodológicos que mejoren la toma de muestras de vegetación y polen en el espacio y tiempo, además del procesamiento de polen para la reconstrucción de paisajes en función de estudios contemporáneos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El diseño experimental se fundamentó en contrastar la lluvia de polen en diferentes usos de suelo contextualizadas en dos condiciones de paisaje (tratamientos), el primero con un alto porcentaje de cobertura boscosa (dosel denso), en el Parque Nacional Laguna Lachuá (PNLL); y el segundo con un porcentaje bajo en la Zona de Influencia (ZI) del PNLL, descrito como un “mosaico” (i.e., remanentes boscosos intercalados con cultivos perennes y alta intervención humana). En total se contaron con tres unidades experimentales (UE) en el PNLL y seis UE en la ZI (Figura 1 y Tabla 1). Se trazaron tres círculos concéntricos alrededor de cada UE en Google Earth © (0.5, 1.0 y 3.0 km) para cuantificar la cobertura vegetal paisajística, y así establecer un vínculo entre el espectro polínico y su paisaje inmediato. La ubicación de las UE se basó en el estudio de Quezada (2005), donde se han realizado trabajos previos sobre biodiversidad (López, 2009; Quezada et al., 2014; Sunum, 2013). Las UE de la ZI se distribuyeron en las siguientes comunidades de la sección norte de la Ecoregión Lachuá: Santa Lucía Lachuá, Río Tzetoc, Las Promesas, Unión Buena Vista, Pie de Cerro, y Finca Entre Ríos.

TABLA 1.

Georreferenciación de las Unidades Experimentales en las dos condiciones de paisaje en la Ecorregión Lachuá. Se indica el porcentaje de cobertura boscosa en los tres círculos concéntricos (0.5, 1.0 y 1.5 km).

Remanente	Latitud	Longitud	Altitud (m)	% Cobertura boscosa circundante		
				0.5 Km	1 Km	1.5 Km
Parque Nacional Laguna Lachuá 1 (PL1)	15.94076	-90.6741	181	100.0	99.6	69.4
Parque Nacional Laguna Lachuá 2 (PL2)	15.941575	-90.6718	186	100.0	99.6	69.4
Parque Nacional Laguna Lachuá 3 (PL3)	15.94073	-90.6338	180	98.6	88.9	73.7
Tzetoc (TZE)	15.90952	-90.6206	179	66.3	63.7	69.5
Unión Buena Vista (UBV)	15.99837	-90.6905	192	64.9	42.9	57.2
Finca Entre Ríos, Icolay (FER)	15.96402	-90.557	165	85.4	71.2	48.0
Las Promesas (PRO)	15.98437	-90.6697	213	25.2	54.2	43.0
Pie de Cerro (PDC)	16.00964	-90.6263	162	22.5	23.6	39.5
Santa Lucía Lachuá (SLL)	15.96638	-90.6335	172	32.1	39.2	57.2

Fuente: datos obtenidos de Quezada 2014 y complementados con datos experimentales.

Los métodos de colecta en las nueve UE fueron, para la vegetación, parcelas modificadas de Whittaker (20x50 m) según la metodología utilizada por Ávila (2004) y por Méndez et al., (2008). Para el muestreo el polen, se colectaron colchones de musgo en subparcelas de 1x1m, situadas en parcelas de vegetación. El material vegetal se determinó taxonómicamente bajo la utilización de claves taxonómicas de la Flora de Guatemala (Standley y Steyermark, 1952), el inventario florístico de Ávila (2004), el apoyo de expertos (Com. Pers. Mario Veliz, Herbario BIGU USAC) y la revisión de páginas de internet para las actualizaciones taxonómicas <https://www.tropicos.org/home>. Para la extracción de polen de los colchones de musgo, se aplicó un protocolo estandarizado para la separación de microfósiles, en este caso aplicado a muestras contemporáneas, Protocolo No. 010 del Laboratorio de Paleoecología de la Universidad de Toronto (Com. Pers. Sarah Finkelstein). Los colchones de musgo fueron lavados con agua destilada, y a la solución obtenida se le agregó KOH al 10% para digerir materia orgánica y aislar a la esporopolenina (McAndrews & Turton, 2007). Los montajes se observaron al microscopio óptico utilizando aumentos de 400x y 1000x para identificar y cuantificar tipos de polen. Como regla para detener el conteo de granos por muestra se realizó el conteo de 100 granos de polen arbóreo, o se revisaron hasta 4 láminas fijas. Para la identificación se utilizó literatura palinológica, atlas palinológicos regionales incluyendo: Ávila (2004), Barrientos (2006), Islebe & Leyden (2006) y Quiñones (1992). También referencias disponibles en internet <http://www.pollenatlas.net> y se recibió apoyo del Doctor Enrique Moreno y la colección palinológica del Smithsonian Tropical Research Institute de Panamá. (Com. Pers. Enrique Moreno) (Roubik et al., 1991).

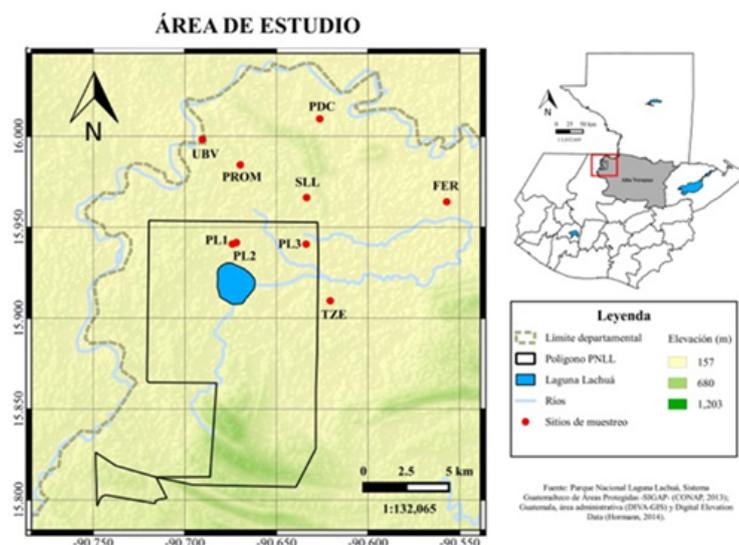


Figura 1. Delimitación espacial del área de estudio y distribución de las nueve unidades experimentales de la sección norte de la Ecoregión Lachuá y el Parque Nacional Laguna Lachuá. Fuente: Parque Nacional Laguna Lachuá, Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas -SIGAP- (Consejo Nacional de Áreas Protegidas [CONAP], 2013); Guatemala, área administrativa (DIVA-GIS) y Digital Elevation Data The whole world is now on this site at 3 and 15 arc second resolutions. (de Ferranti & Hormann, 2014, mayo).

Se analizaron las matrices de datos cuantitativos de vegetación y polen con los programas PAST © (Hammer et al., 2001) y SPSS © (IBM derechos reservados). Se utilizó estadística descriptiva para obtener tendencias de la respuesta del polen y su correspondencia con la vegetación. Se elaboraron diagramas polínicos con el programa C2 1.5 (Juggins, 2003), en el cual se calculó la abundancia relativa para cada uno de los tipos de polen. Se calculó el índice de asociación de Davis (A) (Davis & Goodlett, 1960 en Islebe & Hooghiemstra, 1999, p. 3) para analizar la relación entre la estructura vegetal y el espectro polínico. Este índice evalúa la representatividad del polen en los paisajes muestreados y la similitud de los sitios de colecta. Los valores del índice varían desde 0 a 1 donde, $A=1$ indica que el polen y el grupo vegetal están siempre presentes y el $A=0$, indica que no existe relación entre los grupos polínicos y el grupo vegetal. De igual manera se estiman la sobrerrepresentación ($O=1$) cuando existe la presencia de granos de polen, pero no hay presencia de la planta generadora, y la subrepresentación ($U=1$) cuando no hay presencia de granos de polen, pero la planta si está presente en el sitio de muestreo o unidad experimental. El uso de este índice resultó ser crítico para discutir cómo el espectro moderno de polen refleja parcialmente los cambios en la composición vegetal paisajística debido a múltiples factores, entre ellos la incertidumbre taxonómica. Así también, la discusión se extendió para comprender como a nivel de la escala de paisaje, es posible diferenciar áreas con cobertura boscosa y áreas perturbadas, lo cual está influenciado por los procesos dinámicos vinculados al síndrome de dispersión polínico.

RESULTADOS

Sobre la vegetación

De las plantas colectadas en las parcelas de Whittaker para las nueve UE, se determinaron en total 47 familias, 43 especies y 223 registros vegetales (Tabla 2). La UE PL3 presentó un registro de 20 familias vegetales, seguida por PL1 y SLL, ambas con 19 familias vegetales. Las UE PL2 y PRO presentaron 17 familias vegetales cada una.

La abundancia de la familia de Leguminosas (40 registros), representada por las tres familias Fabaceae, Mimosaceae y Caesalpinaceae, representó el 18% de la vegetación colectada, con estos géneros representativos: *Schizolobium* sp., *Pithecellobium* sp., *Dialium* sp., *Lonchocarpus* sp., *Vatairea* sp.,

Desmodium sp. Inga sp. Y Bahuinia sp. La abundancia de la familia Rubiaceae (24 registros) fue del 10%, representada por los géneros Alseis sp., Psychotria sp. Y Palicourea sp.

TABLA 2.
Familias vegetales presentes las unidades experimentales dentro del PNLL, y en seis comunidades de la Zona de Influencia.

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

La abundancia de la familia Arecaceae (19 registros) fue del 8.5%, con los géneros Bactris sp., Astrocaryum sp., Chamaedorea sp. y la especie Orbygnia cohune. La abundancia de la familia Piperaceae fue de 8% (18 registros), representada por los géneros Piper sp y Peperomia sp. La abundancia de la familia Araceae fue

de 7% (16 registros), con los géneros *Anthurium* sp, *Phylodendron* sp, *Monstera* sp, *Spatiphyllum* sp y *Syngonium* sp. La abundancia de la familia *Melastomataceae* fue de 3% (7 registros), con los géneros *Miconia* sp y *Clidemia* sp.

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

Sobre el espectro polínico

En el diagrama polínico, la franja superior representa a las UE que se ubicaron en el paisaje con alta cobertura boscosa (PNLL); y la franja inferior, representa a las UE del mosaico. El grupo de Coníferas se distribuye en las nueve UE, donde sus mayores proporciones (42-43%) fueron en las UE PL1 y PL2, y las proporciones más bajas (2-5%) en PL3 y UBV (Figura 2). El tipo polínico *Cupressaceae* presentó proporciones altas en las UE del tratamiento de mosaico (3.5-9%), comparadas con las del PNLL donde no se encontró. El tipo polínico *Betulaceae* (representado sólo por el género *Alnus* sp.) se cuantificó en las nueve UE, y presentó las proporciones más altas (8-12%) en PDC, PRO, TZE y FER.

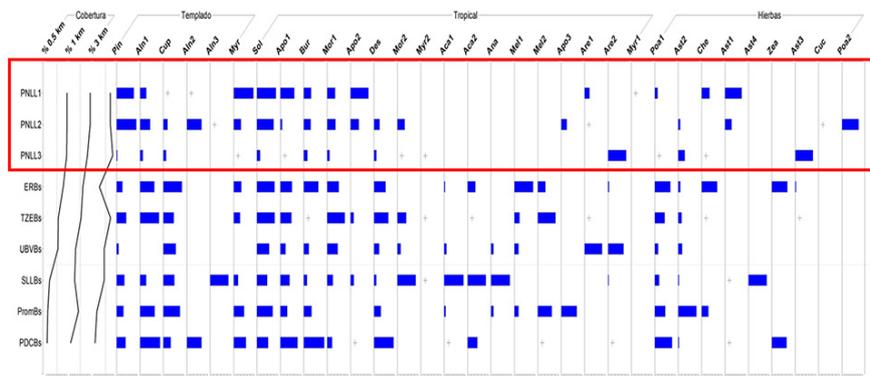


Figura 2. Diagrama de polen a partir de tipos polínicos contabilizados en función de las nueve unidades experimentales (UE) de colecta de colchones de musgo.

En la parte izquierda se encuentran los porcentajes de cobertura vegetal en 0.5 km, 1 km y 3 km seguido de las UE en el siguiente orden de arriba hacia abajo: PNLL1, Parque Nacional Laguna Lachuá 1; PNLL2, Parque Nacional Laguna Lachuá 2; PNLL3, Parque Nacional Laguna Lachuá 3; ERBs, Bosque de Finca Entre Ríos; TZEbs, Bosque de Tzetoc; UBVBs, Bosque de Unión Buena Vista; SLLBs, Bosque de Santa Lucía Lachuá; PromBs, Bosque de Las Promesas; PDCBs, Bosque de Pie de Cerro. Las proporciones de granos están representadas por las columnas horizontales, las proporciones > 1% están representadas con cruces (+). Los sitios del PNLL están enmarcados en el rectángulo rojo

El grupo vegetal de los árboles y arbustos tropicales está representado por tipos polínicos de diversas familias. La familia *Anacardiaceae* (8%) fue contabilizada en las UE SLL, PRO y UBV; mientras *Apocynaceae* está representada en las nueve UE (1-10%). La familia *Arecaceae* tiene dos tipos polínicos, Are 1 y Are 2, distribuidos en ocho UE, particularmente en proporciones cercanas al 50% en PL3 y UBV. En el grupo del tipo herbáceo se encontraron representantes de las familias *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae* y del conjunto vegetal *Chenopodiaceae-Amaranthaceae* (familias unificadas por su similitud morfopolínica) en proporciones entre 0.4 y 2%.

Representatividad del espectro polínico

Según el índice de Davis, la representatividad de la vegetación con el espectro polínico es del 10% (Figura 3), mientras un 40% manifiesta la presencia de polen sin estar la planta generadora en el área y el 50% de la vegetación no está representada por el espectro polínico. De acuerdo con esta evaluación, las familias vegetales que conforman el 10% de representatividad se podrían considerar como las mejores especies indicadoras de las

condiciones paisajísticas de este estudio. Los valores de los índices A de estas familias indicadoras fueron para *Arecaceae* de $A = 1$, *Apocynaceae* $A = .67$, *Fabaceae* $A = .89$ y *Poaceae* $A = .56$, por lo que se pueden sugerir como indicadores de la relación de producción de polen y la presencia de la vegetación correspondiente (Tabla 3).

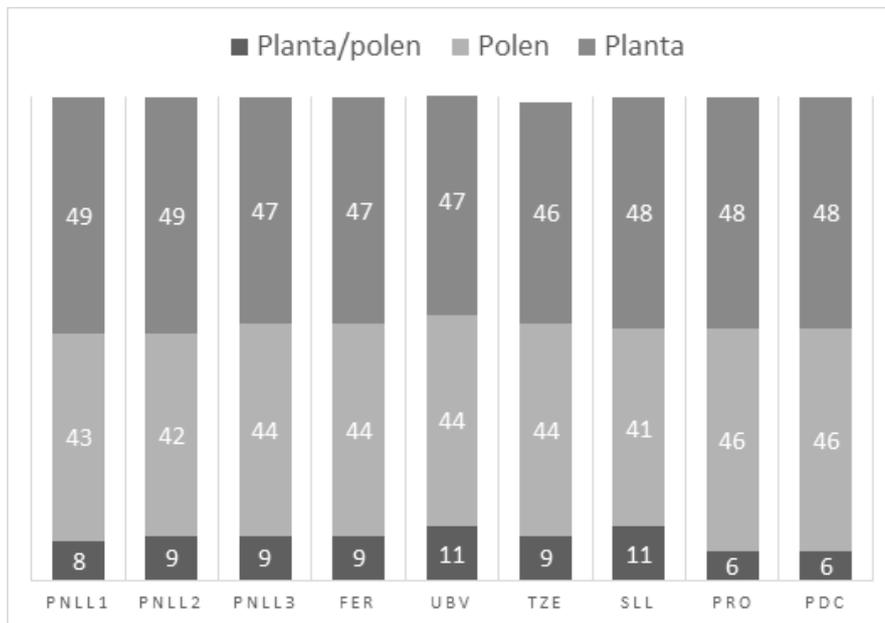


Figura 3. Porcentaje de representatividad del espectro polínico comparado con las familias vegetales colectadas en las unidades experimentales de la Ecoregión Lachúa.

TABLA 3

Correspondencia entre la vegetación y los tipos polínicos contabilizados en función del Índice de Davis.

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

A, índice de Davis; U, índice de subestimación; O, índice de sobreestimación; los valores más altos (>50%) del índice de Davis se encuentran encerrados en rectángulos, así como los que poseen valores cercanos o iguales a 1 de sobreestimación

Es importante resaltar que para los taxa anemófilos (dispersión de polen por corrientes de aire), como las coníferas (Género *Pinus*, familias *Betulaceae*, *Myrtaceae* y *Cupressaceae*), se cuantificaron según el índice de sobrerrepresentación o con valores iguales a uno ($O=1$). Estos valores en señales polínicas indican un espectro de origen regional (vegetación no local), ya que los granos de polen son de una procedencia distante de su sitio de origen (plantas generadoras de polen están ausentes). A pesar de que la familia *Myricaceae* posee un índice $O=1$, por ser originalmente de tierras altas, se conoce de una población de árboles de esta familia dentro del PNLL, en las orillas de la Laguna Lachuá (donde no se muestreo vegetación), lo cual explica la presencia de polen y la ausencia de ejemplares dentro de las colectas vegetales (Figura 4).

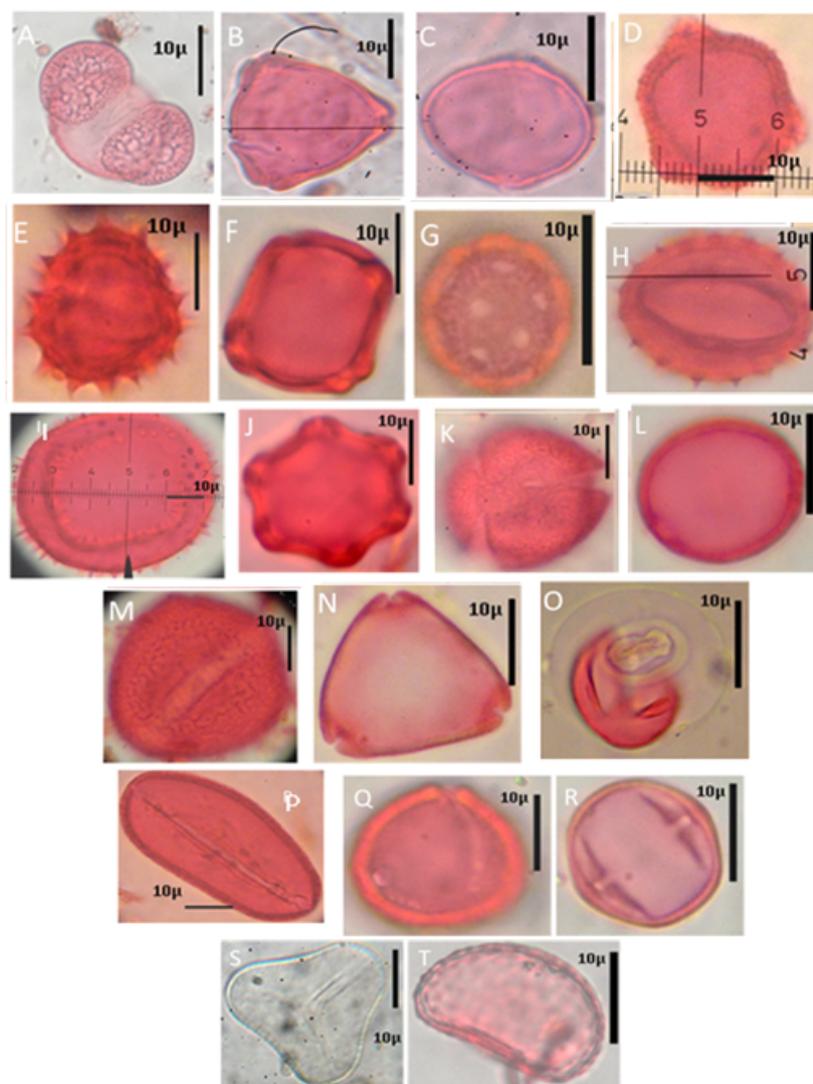


Figura 4. Morfortipos palinológicos registrados en los conteos polínicos de muestras de musgo. (A) Tipo conífera; (B) Fam. Myricaceae; (C) Fam. Moraceae; (D) Fam. Burseraceae, *Bursera simaruba*; (E) Fam. Asteraceae; (F) Fam. Betulaceae, *Alnus* sp.1; (G) Fam. Amaranthaceae, *Iresine* sp.; (H) Tipo tricolporado, equinado; (I) Tipo Cucurbitaceae; (J) Fam. Betulaceae, *Alnus* sp.2; (K) Leguminosa, *Desmodium* sp.; (L) Tipo triporado psilado; (M) Fam. Arecaceae 1; (N) Fam. Myrtaceae (O) Fam. Cupressaceae; (P) Fam. Arecaceae 2; (Q) Tipo tricolporado; (R) Fam. Meliaceae; (S) Espora trilete; (T) Espora monolete.

DISCUSIÓN

Los estudios de vegetación de la Ecoregión Lachuá han reportado que algunas de las familias más abundantes son Rubiaceae, Fabaceae, Mimosaceae, Caesalpiniaceae y Araceae (Monzón, 1999; Ávila, 2004). Las familias vegetales mejor representadas para este estudio fueron Araceae, Piperaceae y en su mayoría árboles y arbustos de las familias Anacardiaceae, Annonaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Caesalpiniaceae, Fabaceae y Rubiaceae. Dentro de las especies vegetales de sotobosque que se localizaron en este estudio están representantes de las familias Piperaceae, Araceae, Poaceae, Asteraceae y Araceae, las cuales dependen de las variables micro-climáticas que les proporciona la vegetación del dosel arbóreo (Guinea, 2004; Kolb & Diekmann, 2004; Islebe & Leyden, 2006).

Las familias Poaceae y Asteraceae son características de áreas de baja cobertura boscosa y áreas perturbadas, ya que son especies generalistas que tienen mayor oportunidad de crecimiento en ambientes con alta

incidencia de luz solar, dichas características corresponden a los sitios ubicados en el área de mosaico. Así mismo, algunos representantes de estas familias crecen especialmente en sitios sombreados, tipo sotobosque, que es el tipo de hábitat que se crea en las UE del PNLL, lo que explica la presencia de ambas familias en los dos contextos de paisaje (Ávila, 2004, Guinea, 2004; Li et al., 2008).

Los estudios que han analizado la relación entre plantas y el polen disperso en el ambiente (Burry et al., 2001; D'Antoni & Markgraf, 1980; D'Antoni 1990a, 1991b), han establecido la necesidad de cuantificar como la lluvia de polen puede ser utilizada para identificar composición de la vegetación. En este sentido, el índice de representatividad de Davis ha resultado útil en la identificación de posibles taxa polínicos que pueden utilizarse en estudios de calibración y paleoecología (i.e., $A > 0.5$). En este estudio según el Índice de Davis, se identificaron diversos niveles de familias indicadoras, en función de si la planta y su grano de polen fueron colectados en las UE, como fue el caso de la familia Arecaceae ($A = 1$). La familia Apocynaceae ($A = 0.67$) típica de vegetación arbórea de selvas bajas, contó con registros polínicos abundantes en las UE. Las familias Fabaceae ($A = 0.89$) y Poaceae ($A = 0.56$) también presentan registros polínicos que generaron un índice relativamente aceptable ($A > 0.5$). En el caso del registro polínico de la familia Poaceae, a la cual pertenece el maíz (*Zea mays* L.) y otras herbáceas relacionadas con áreas perturbadas, la baja representatividad puede deberse posiblemente a la baja preservación del grano de polen que es frecuente observar en plantas herbáceas.

A pesar de que la familia Asteraceae ($A = 0.22$) posee un índice relativamente bajo, se puede utilizar con precaución para explorar la relación entre el tipo polínico y la vegetación local. En función del índice de Davis (A), estas familias pueden ser utilizadas como indicadores de la relación entre la lluvia de polen y la vegetación local por la representatividad entre el registro vegetal y polínico (Domínguez-Vázquez et al., 2004). Los otros tipos polínicos (Tabla 3) que se registraron en este estudio, entre diversas familias y géneros, requieren de mayor exploración y descripción taxonómica detallada en estudios futuros de lluvia de polen y de calibración con la vegetación (Birks et al., 2016; Ortuño et al., 2011), además de mucha precaución cuando se consideren en reconstrucciones paleoecológicas.

Es importante resaltar que los granos polínicos de las familias Betulaceae, Cupressaceae y Pinaceae, estuvieron sobrerrepresentados en las UE ($O = 1$) ya que no hay registros vegetales en la Ecoregión Lachuá. Estas familias que pertenecen al grupo de árboles de tierras altas se caracterizan por presentar síndromes de dispersión anemófila, lo cual les provee una gran capacidad de dispersión (Domínguez-Vásquez et al., 2004; Sáenz, 1978), además de presentar una mayor preservación polínica (Wilmshurst & McGlone, 2005). Algunos tipos de granos polínicos tienen una preservación diferencial, siendo unos más propensos a la destrucción por efectos de oxidación o daños mecánicos. En general las plantas que presentan un síndrome de dispersión por medio de insectos u otros animales poseen una baja preservación y pueden ser más susceptibles al daño provocado por el medio donde se depositan (suelo, musgo u otro) (Hall, 1981; Wilmshurst & McGlone, 2005). Otras familias con valores altos de sobrerrepresentación fueron Asteraceae ($O = 0.78$), Burseraceae ($O = 0.89$), Moraceae ($O = 0.63$), Myrtaceae ($O = 0.75$) y Solanaceae ($O = 0.89$) que posiblemente tengan también una mejor preservación ambiental. En este sentido, a nivel paisajístico, también es necesario considerar la influencia del efecto de borde en la preservación y funcionalidad polínica (Chacoff et al., 2008), que, en fragmentos pequeños boscosos, puede favorecer la degradación de los granos de polen (Domínguez-Vásquez et al., 2004).

En contraste, las familias Acanthaceae, Rubiaceae y Sapotaceae presentaron valores de subrepresentación iguales a uno ($U = 1$), lo que equivale a la presencia de la planta, pero no de granos de polen. Estas plantas pertenecen en su mayoría a especies que poseen dispersión por medio de insectos y otros animales (zoófilas) y se caracterizan por una baja producción de polen y una limitada capacidad de dispersión (Avenidaño, 2012; Islebe & Hooghiemstra, 1999; Islebe et al., 2001) haciéndolas buenas representantes de la vegetación local cuando su polen es encontrado (Domínguez-Vásquez et al., 2004). La representación de las familias vegetales en los registros contemporáneos (colchones de musgo), está determinada por la abundancia de los registros

de sus correspondientes tipos polínicos. La forma en que el polen es transportado, el número de granos que es producido por cada especie, el tamaño y fragilidad del grano, son factores que influyen en la abundancia de granos que se contabilizan (Avendaño 2012; Bush 1995; Faegri & Iversen, 1964). Se ha considerado que la calidad, la configuración y la continuidad de la cobertura afectan la configuración de la vegetación (Kolb & Diekmann, 2004) y, por lo tanto, también afecta el espectro polínico.

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

La vegetación proporciona información variada e indirecta de un área, ya que su respuesta fisiológica o de ensamblaje, puede obedecer a la topografía, tipo de suelo, la disponibilidad de agua, la asociación con otras plantas, entre otras, y esto sugiere la diferenciación de paisajes de acuerdo con múltiples factores que van desde uso del suelo hasta condiciones micro y macro climáticas (De Frenne et al., 2013). A partir de este estudio se comprende mejor como la composición de polen refleja cambios en el tipo de paisaje a escala local y en el gradiente de cambio de cobertura vegetal entre áreas con mayor cobertura boscosa y áreas en donde los remanentes boscosos se encuentran más aislados y poseen porcentajes de cobertura vegetal bajos. Sin embargo, la limitante de identificación taxonómica dificulta establecer con mayor certeza, como la lluvia moderna de polen refleja enteramente los cambios en la composición vegetal en un paisaje. A una escala local menor, de hábitat y no de paisaje, es posible diferenciar con mayor certidumbre, áreas con cobertura boscosa y áreas perturbadas, lo cual está directamente relacionado con los síndromes de dispersión de los indicadores polínicos y las barreras que limitan la misma (Xu et al., 2012).

Se recomienda realizar una mayor exploración a lo largo de la estructura vertical de hábitats facilitaría comparar diferencias entre la vegetación y el espectro polínico del dosel con el sotobosque. Esta exploración permitirá documentar más información sobre la diversidad, ecología y tafonomía del polen para obtener un análisis más detallado de la relación entre la composición de estos indicadores polínicos y los cambios en el paisaje. También sería conveniente incrementar la precisión de registros de lluvia moderna de polen implementando de trampas artificiales de polen (y de otros palinomorfos) para minimizar el error que genera no contar con colchones de musgo en todas las condiciones paisajísticas. Será también interesante explorar la lluvia de polen en el suelo como otra trampa natural, y así generar mayor conocimiento sobre la preservación diferencial de granos de polen entre diversos sustratos de preservación. Igualmente, sería enriquecedor contar con estudios que abarquen mayores temporalidades, y en lo posible mayor detalle a nivel diario, semanal y mensual, para verificar fenologías vegetales y climatología anual y estacional. Por último, es necesaria la continua implementación de estudios de calibración y estudios paleoecológicos enfocados en el uso de múltiples indicadores, ya que ello genera una mejor perspectiva e información más concreta de la variabilidad ambiental.

AGRADECIMIENTOS

Al apoyo por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONCYT) por el financiamiento para el trabajo de campo realizado en esta investigación. A las autoridades del Parque Nacional Laguna Lachúa y los guardarecursos que participaron en el trabajo de campo. Al grupo de comunitarios organizados ADAWA de Santa Lucía Lachúa, Cobán, Alta Verapaz. Al grupo de investigación arqueológica de Salinas Nueve Cerros. Al Herbario BIGU de la Escuela de Biología de la Universidad de San Carlos de Guatemala por proporcionar las instalaciones y el equipo para la realización de esta investigación. Por el apoyo en la determinación

taxonómica de las muestras de polen agradecemos al palinólogo Enrique Moreno del Smithsonian Tropical Research Institute.

REFERENCIAS

- Avendaño, C. (2012). *Natural and cultural landscape evolution during the Late Holocene in North Central Guatemalan Lowlands and Highlands*. (Tesis doctoral). Universidad de Toronto.
- Avendaño, C., Carías, A., García, M., Cajas, M., De León, K., & Garnica, R. (2005). Dinámica del uso de la tierra y conservación de los Recursos Naturales de la Eco-región Lachuá. (Informe de Investigación FODECYT 20-2003). Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. <http://glifos.senacyt.gob.gt/digital/fodecyt/fodecyt%202003.20.pdf>
- Ávila, R. (2004). *Estudio base para el programa de monitoreo de la vegetación en la Zona de Influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá* (Tesis de Licenciatura). Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Barrientos, M. (2006). *Atlas Palinológico de las plantas más abundantes de la Región Lachuá* (Tesis Licenciatura). Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Berrio, J.-C., Wouters, H., Hooghiemstra, H., Carr, A. S., & Boom, A. (2012). Using Paleocological Data to Define Main Vegetation Dynamics Along the Savanna–Forest Ecotone in Colombia: Implications for Accurate Assessment of Human Impacts. En R. W. Myster (Ed.), *Ecotones Between Forest and Grassland* (pp. 209–225). Springer New York.
- Birks, H. J. B., Felde, V. A., Bjune, A. E., Grytnes, J. A., Seppä, H., & Giesecke, T. (2016). Does pollen-assemblage richness reflect floristic richness? A review of recent developments and future challenges. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 228, 1–25.
- Burry, L., Trivi de Mandri, M., Palacio, P., & Lombardo, M. (2001). Relaciones polen-vegetación de algunos taxa de la estepa patagónica, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*. 74(2), 419-427.
- Bush, M. B. (1995). Neotropical plant reproductive strategies and fossil pollen representation. *The American Naturalist*. 145(4), 594-609.
- Bush, M. B., & Rivera, R. (2001). Reproductive ecology and pollen representation among neotropical trees. *Global Ecology and Biogeography*. 10(4), 359-367.
- Cajas, M. (2009). *Análisis de la heterogeneidad geocológica y la diversidad biológica en el Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz*. (Tesis de Licenciatura). Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Chacoff, N. P., Aizen, M. A., & Aschero, V. (2008). Proximity to forest edge does not affect crop production despite pollen limitation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 275(1637), 907-913.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas (2013). *Listado de Áreas Protegidas, Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas*. Departamento Unidades de Conservación. Autor.
- D'Antoni, H. L. (1990). La importancia del análisis de polen en la reconstrucción del clima y la vegetación del pasado. *Monografía*, 5, 106-113.
- D'Antoni, H. L. (1991). Modern pollen dispersal in southern Argentina. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie. Teil 1, Allgemeine, Angewandte, Regionale und Historische Geologie*. 1990(12), 1767-1768.
- D'Antoni, H., & Markgraf, V. (1980). Dispersión del polen actual en Argentina en relación con la vegetación. *III Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología. INAH Colección Científica*. 86, 53-74.
- de Ferranti, J., & Hormann, C. (2014, mayo). *Digital elevation. The whole world is now on this site at 3 and 15 arc second resolutions*. <http://www.viewfinderpanoramas.org/dem3.html>
- De Frenne, P., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D. A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Romermann, M., Brown, C. D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G. M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F. S., Hedl, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M. A., ... Verheyen, K. (2013). Microclimate

- moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110(46), 18561–18565.
- Domínguez-Vázquez, G., Islebe, G. A., & Villanueva-Gutiérrez, R. (2004). Modern pollen deposition in Lacandon forest, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 131(1-2), 105-116.
- Fægri, K. & Iversen, J. (1964). *Textbook of pollen analysis. 2da Revised Edition*. Hafner Publishing.
- Gosling, W., Mayle, F., Tate, N., & Killeen, T. (2009). Differentiation between Neotropical rainforest, dry forest, and savannah ecosystems by their modern pollen spectra and implications for the fossil pollen record. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 153(1-2), 70-85.
- Guinea, H. (2004). *Caracterización del potencial de uso maderable y no maderable del bosque secundario de la zona de adyacencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz y lineamientos generales de manejo forestal*. (Tesis de Ingeniería). Facultad de Agronomía. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Hall, S. A. (1981). Deteriorated pollen grains and the interpretation of Quaternary pollen diagrams. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 32(2-3), 193-206.
- Hammer, Ø., Harper, D.A., & Ryan, P.D. (2001). PAST: paquete de software de estadísticas paleontológicas para educación y análisis de datos. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 9.
- Islebe, G., & Hooghiemstra, H. (1999). Recent pollen spectra of highland Guatemala. *Journal of Biogeography*. 22(6), 1091-1099.
- Islebe, G., Villanueva, R., & Sánchez, O. (2001). Relación Lluvia de polen-vegetación en selvas de Quintana Roo. *Boletín de las Sociedad Botánica de México*. 69, 31-38.
- Islebe, G. & Leyden, B. (2006). La Vegetación de Guatemala durante el Pleistoceno terminal y Holoceno. En E. Cano (Ed.) *Biodiversidad de Guatemala* (pp. 15-23). Universidad del Valle de Guatemala.
- Juggins, S. (2003). C2 User's Guide. *Software for ecological and paleoecological data analysis and visualization*. University of Newcastle.
- Kolb, A., & Diekmann, M. (2004). Efectos del medio ambiente, la configuración del hábitat y la continuidad del bosque en la distribución de especies de plantas forestales. *Revista de Ciencia de la Vegetación*, 15 (2), 199-208.
- Li, Y., Zhou, L., & Cui, H. (2008). Pollen indicators of human activity. *Chinese Science Bulletin*, 53(9), 1281-1293.
- Lisitsyna, O. V., Hicks, S., & Huusko, A. (2012). Do moss samples, pollen traps and modern lake sediments all collect pollen in the same way? A comparison from the forest limit area of northernmost Europe. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21(3), 187–199.
- López, R. (2009). *Distribución de Macrohongos (Agaricomycetes) en remanentes de bosque de la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz*. (Tesis de Licenciatura). Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- McAndrews, J. H., & Turton, C. L. (2007). Canada geese dispersed cultigen pollen grains from prehistoric Iroquoian fields to Crawford Lake, Ontario, Canada. *Palynology*, 31(1), 9-18.
- Méndez, C., Dávila, V., Garnica, R., López, J., & Quezada, M. (2008). *Análisis espacial de la dinámica vegetal para el monitoreo de la vegetación en la Eco-región Lachuá, Cobán, Alta Verapaz*. (proyecto No. 2.84-2007). Dirección General de Investigación, Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Monzón, R. (1999). *Estudio general de los recursos agua, suelo y uso de la tierra en el Parque Nacional Laguna Lachuá y su zona de influencia, Cobán, Alta Verapaz*. (Tesis de Agronomía) Facultad de Agronomía. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Ortuño, T., Ledru, M. P., Cheddadi, R., Kuentz, A., Favier, C., & Beck, S. (2011). Modern pollen rain, vegetation and climate in Bolivian ecoregions. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 165(1–2), 61–74.
- Quezada, M. (2005). *Análisis de la diversidad y distribución de Macrohongos (Órdenes Agaricales y Aphyllporales) en relación con los paisajes antropogénicos en la zona de influencia del Parque Nacional Laguna Lachuá, Cobán, Alta Verapaz*. (Tesis de Licenciatura), Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.

- Quezada, M., Arroyo-Rodríguez, V., Pérez-Silva, E., & Mirchell, T. (2014). Land cover changes in the Lachuá region, Guatemala: patterns, proximate causes, and underlying driving forces over the last 50 years. *Regional Environmental Change*, 14(3), 1139-1149.
- Quiñones, J. (1992). *Descripción ilustrada de polen de árboles y arbustos de un bosque subtropical muy húmedo de Escuintla, Guatemala, con una clave dicotómica para las especies*. (Tesis de Licenciatura) Universidad del Valle de Guatemala.
- Räsänen, S., Hicks, S. y Odgaard, BV (2004). Deposition de polen en musgos y en una 'trampa Tauber' modificada de Hailuoto, Finlandia: ¿qué registran exactamente los musgos?. *Revisión de Paleobotánica y Palinología*, 129 (1-2), 103-116.
- Reese, C. A., & Liu, K. B. (2005). A modern pollen rain study from the central Andes region of South. *America. Journal of Biogeography*, 32(4), 709-718.
- Rockström, J., W. Steffen, K. Noone, Å. Persson, F. S. Chapin, III, E. Lambin, T. M. Lenton, M. Scheffer, C. Folke, H. Schellnhuber, B. Nykvist, C. A. De Wit, T. Hughes, S. van der Leeuw, H. Rodhe, S. Sörlin, P. K. Snyder, R. Costanza, U. Svedin, M. ..., & Foley, J. (2009). A safe operating space for humanity. *Nature*, 461 (7263), 472-475. <https://doi.org/10.1038/461472a>
- Roubik, D. W., Moreno, P. J., & Missouri Botanical Garden. (1991). *Pollen and spores of Barro Colorado Islands*. Missouri Botanical Garden.
- Sáenz, C. (1978). Glosario de términos palinológicos. *Lazaroa*, 25, 93-112.
- Standley, P. C., & Steyermark, J. A. (1952). *Flora of Guatemala*. Part I a XII. *Fieldiana Botany* 24:1 – 432. Chicago Natural History Museum.
- Sunum, R. (2013). *Efecto de los factores climáticos en la producción de cuerpos fructíferos de Marasmius Fr. (Marasmiaceae: Agaricales) en ocho remanentes de bosque en la Ecorregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz*. (Tesis de Licenciatura). Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Torres, V., Vandenberghe, J., & Hooghiemstra, H. (2005). An environmental reconstruction of the sediment infill of the Bogota basin (Colombia) during the last 3 million years from abiotic and biotic proxies. *PalaeogeographyPalaeoclimatology Palaeoecology* 226(1-2), 121-148.
- Wilmshurst, J. M., & McGlone, M. S. (2005). Origin of pollen and spores in surface lake sediments: comparison of modern palynomorph assemblages in moss cushions, surface soils and surface lake sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 136(1-2), 1-15.
- Xu, Q., Tian, F., Bunting, M. J., Li, Y., Ding, W., Cao, X., & He, Z. (2012). Pollen source areas of lakes with inflowing rivers: Modern pollen influx data from Lake Baiyangdian, China. *Quaternary Science Reviews*, 37, 81-91.