



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL DE DOS LAGOS
KÁRSTICOS EN EL NORTE DEL NEOTRÓPICO CON BASE EN
MÚLTIPLES PALEOBIOINDICADORES ACUÁTICOS Y ANÁLISIS
MULTIELEMENTAL**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

PAULA GABRIELA ECHEVERRÍA GALINDO

TUTORA:

**DR. RER. NAT. LISETH CAROLINA PÉREZ ALVARADO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA**

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

Dra. María del Socorro Lozano - Instituto de Geología, UNAM
Dra. Beatriz Ortega - Instituto de Geofísica, UNAM
Dra. Margarita Caballero - Instituto de Geofísica, UNAM
Dr. Alexander Correa-Metrio - Instituto de Geología, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., DICIEMBRE, 2017



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.



**RECONSTRUCCIÓN PALEOAMBIENTAL DE DOS LAGOS
KÁRSTICOS EN EL NORTE DEL NEOTRÓPICO CON BASE EN
MÚLTIPLES PALEOBIOINDICADORES ACUÁTICOS Y ANÁLISIS
MULTIELEMENTAL**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

(Limnóloga)

PRESENTA:

PAULA GABRIELA ECHEVERRÍA GALINDO

TUTORA:

**DR. RER. NAT. LISETH CAROLINA PÉREZ ALVARADO
INSTITUTO DE GEOLOGÍA**

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR:

Dra. María del Socorro Lozano - Instituto de Geología, UNAM
Dra. Beatriz Ortega - Instituto de Geofísica, UNAM
Dra. Margarita Caballero - Instituto de Geofísica, UNAM
Dr. Alexander Correa-Metrio - Instituto de Geología, UNAM

MÉXICO, CD. MX., DICIEMBRE, 2017

DEDICATORIA

A mi mami, la más importante y la razón por la que sigo logrado todo.

A la inmortal, Lili.

Y a todas esas personitas que aún estando lejos han vivido conmigo este sueño.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, al Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología y al Instituto de Geología por su apoyo en mi desarrollo académico. Así como a la beca CONACYT otorgada durante mis estudios de maestría y al apoyo financiero de los proyectos: SCHW 671/16-1 “Effects of Abrupt Climate Change on Ice Age Ecosystem of Lake Petén Itzá and on Distribution Patterns of Ostracodes across the Yucatán Peninsula” y DFG, grant Schw 671/3 “Paleoclimate and paleoecology of the northern lowland Neotropics, Phase I and II: Limnological survey of modern aquatic environments and paleoclimate reconstructions from fossil species assemblages recovered by the Lago Petén Itzá Scientific Drilling Project (PISDP)” financiados por “Deutsche Forschungsgemeinschaft; PAPIIT IA101515 “Nuevas técnicas paleoambientales a partir del análisis combinado de quironómidos, ostrácodos e isótopos estables en la selva Lacandona, Chiapas, México” y PAPIIT IA100714 “Historia de la vegetación y el clima en la selva lacandona, Chiapas, durante los últimos 10,000 años”.

A los miembros del comité por los valiosos comentarios y aportes para el correcto desarrollo de este trabajo de maestría. Especialmente, el apoyo académico y personal de la Dra. Liseth Pérez.

Al Dr. Jason Curtis y Dr. Mark Brenner del Departamento de Ciencias Geológicas de la Universidad de Florida por el trabajo de campo en el lago Petén Itzá, Guatemala y al grupo de Paleoecología y Paleoambientes del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM por el trabajo de campo en el lago Amarillo, México.

Al laboratorio de Microscopía y Fotografía de Biodiversidad del Instituto de Biología, UNAM, especialmente a la M. Sc. Berenit González por las fotografías en microscopio electrónico de barrido. Al laboratorio de Geoquímica Ambiental del Instituto de Geología, UNAM por los análisis de elementos mayores, especialmente al Dr. Francisco Martín Romero, Q. Astrid Vásquez Salgado y M. Sc. Luis Gerardo Martínez Jardines. Y al laboratorio Beta Analytic Radiocarbon Dating en Florida, EU por sus servicios en el fechamiento de muestras de los núcleos.

Además, se agradece la asesoría de la Dra. Itzel Sigala de la Facultad de Ciencias, UNAM y el Dr. Tim Patterson, Dr. Nawaf Nasser y Dr. Bradon de la Universidad de Carleton, Canadá para la identificación e interpretación de amebas testadas. La asesoría del M. Sc. Sergio Cohuo; M. Sc. Laura Macario y Dra. Antje Schwalb de la Universidad técnica de Braunschweig, Alemania en la identificación de ostrácodos. Finalmente, el apoyo de la Dra. Edna Naranjo del Instituto de Biología, UNAM para la identificación de gasterópodos. Las comunicaciones personales con el M. Sc. Felipe Franco-Gaviria y Gabriela Vázquez Hurtado para el complemento en las interpretaciones realizadas.

Finalmente, a todo el #TeamLis por ser mi familia fuera de casa. Especialmente, a mi hermana la Lupe, gracias por siempre ser y estar ahí, que la distancia no nos detenga para continuar con este cariño y compartir más aventuras.

ÍNDICE

	Pág.
RESUMEN	1
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Introducción	2
1.2 Justificación	4
1.3 Objetivos	5
1.4 Hipótesis	5
CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES	
2.1 Evolución paleoambiental durante el Holoceno	6
Tierras bajas de Petén, Guatemala	7
Tierras medias de Selva Lacandona, Chiapas, México	8
CAPÍTULO 3. MARCO TEÓRICO	
3.1 Estudio de los sedimentos lacustres	10
3.2 Uso de múltiples paleoindicadores	
3.2.1 Paleobioindicadores	11
Amebas testadas	12
Ostrácodos	13
Gasterópodos	15
3.2.2 Paleoindicador no biológico (análisis multielemental)	18
3.3 Aplicación de modelos matemáticos a reconstrucciones paleoambientales	19
3.4 Variación climática en el sur de México y Centroamérica	20
CAPÍTULO 4. ÁREA DE ESTUDIO	
4.1 Tierras bajas de El Petén, Guatemala	
Lago Petén Itzá	22
4.2 Tierras medias de la Selva Lacandona, Chiapas, México	
Lago Amarillo	23
CAPÍTULO 5. ASPECTOS METODOLÓGICOS	
5.1 Métodos	25
Trabajo de campo	25
Trabajo de laboratorio	25
- Descripción litológica	25
- Cronología	25
- Indicadores biológicos (amebas testadas, ostrácodos, gasterópodos)	26
- Indicador no biológico (análisis multielemental)	27
5.2 Análisis estadísticos	
Indicadores biológicos	28
Análisis multielemental	28
Funciones de transferencia	28

CAPÍTULO 6. RESULTADOS DEL LAGO PETÉN ITZÁ	
6.1 Litoestratigrafía y cronología	30
6.2 Descripción limnológica	31
6.3 Geoquímica de los sedimentos	32
6.4 Ensamble de bioindicadores (amebas testadas, ostrácodos, gasterópodos)	33
6.5 Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA)	38
6.6 Funciones de transferencia	41
CAPÍTULO 7. RESULTADOS DEL LAGO AMARILLO	
7.1 Litoestratigrafía y cronología	44
7.2 Descripción limnológica	44
7.3 Geoquímica de los sedimentos	45
7.4 Ensamble de bioindicadores (amebas testadas)	46
7.5 Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA)	50
CAPÍTULO 8. DISCUSIÓN	
8.1 Limnología y geoquímica de dos lagos kársticos en tierras bajas y medias	52
8.2 Respuesta de las especies de paleobioindicadores acuáticos al ambiente	53
- Amebas testadas	53
- Ostrácodos	54
- Gasterópodos	55
8.3 Historia paleoambiental durante el Holoceno en dos lagos kárstico de tierras bajas y medias	57
A. Lago Petén Itzá	58
B. Lago Amarillo	61
8.4 Comparación de registros sedimentarios en un contexto ambiental y climático regional	63
- Holoceno temprano (11.7 – 8.2 ka AP)	63
- Holoceno medio (8.2 – 4.2 ka AP)	64
- Holoceno tardío (4.2 ka – al presente)	64
CAPÍTULO 9. CONCLUSIONES	
9.1 Conclusiones	67
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68
ANEXO	
Cuadro A. preferencias ecológicas de paleobioindicadores identificados en los cuerpos lacustres Petén Itzá y Amarillo	78

LISTADO DE CUADROS

Cuadro 2.1	Descripción del Holoceno para tierras bajas y medias.	8
Cuadro 3.2.1	Paleobioindicadores y su sensibilidad a cambios en las variables ambientales.	17
Cuadro 6.1.	Datación del registro sedimentario del lago Petén Itzá (PI).	31
Cuadro 6.2	Parámetros limnológicos y composición iónica de lago PI.	31
Cuadro 6.4	Especies identificadas en lago PI.	33
Cuadro 7.1.	Datación del registro sedimentario del lago Amarillo (AMA).	44
Cuadro 7.2	Parámetros limnológicos y composición iónica de lago AMA.	45
Cuadro 7.4	Especies identificadas en lago AMA	46
Cuadro A.	Preferencias ecológicas de paleobioindicadores identificados en los cuerpos lacustres Petén Itzá y Amarillo.	78

LISTADO DE FIGURAS

Figura 3.2.1A	Esquema de amebas testadas.	13
Figura 3.2.1B	Esquema de valva de ostrácodos.	14
Figura 3.2.1C	Esquema de concha de gasterópodo.	16
Figura 4.1	Localización de sitios muestreados.	24
Figura 6.1	Litoestratigrafía y cronología del lago PI.	30
Figura 6.3	Análisis multielemental por FRX del lago PI.	32
Figura 6.4.1	Lámina MEB de bioindicadores fósiles acuáticos del lago PI.	33
Figura 6.4.2	Abundancia de paleobioindicadores acuáticos del lago PI.	36
Figura 6.5A	DCA de amebas testadas del lago PI.	38
Figura 6.5B	DCA de ostrácodos – gasterópodos del lago PI.	39
Figura 6.5C	Cambio ecológico del lago PI.	40
Figura 6.6A	Desempeño de la función de transferencia de profundidad para PI.	42
Figura 6.6B	Desempeño de la función de transferencia de conductividad para PI.	42
Figura 6.6C	Reconstrucción cuantitativa de profundidad y conductividad para PI.	43
Figura 7.1	Litoestratigrafía y cronología del lago AMA.	44
Figura 7.3	Análisis multielemental por FRX lago AMA.	45
Figura 7.4.1	Lámina MEB de bioindicadores fósiles acuáticos del lago AMA.	47
Figura 7.4.2	Abundancia de paleobioindicadores acuáticos del lago AMA.	49
Figura 7.5A	DCA de amebas testadas del lago AMA.	50
Figura 7.5B	Cambio ecológico del lago AMA.	51

RESUMEN

A partir del análisis de tres diferentes paleobioindicadores acuáticos (amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos) y análisis multielemental (elementos mayores) se reconstruye y compara la historia paleoambiental en el norte del neotrópico durante el Holoceno en los lagos kársticos Petén Itzá, Guatemala (tierras bajas) y Amarillo, Selva Lacandona, México (tierras medias). Este estudio multi proxy completa la información para el lago Petén Itzá a partir de ostrácodos, del cual hasta ahora únicamente se tenía información de la deglaciación y el Último Máximo Glacial. Las amebas testadas, a pesar de ser abundantes en lagos y tener un potencial como paleobioindicador, han permanecido pobremente estudiados en el norte Neotropical. De igual manera, la información de diversidad y ecología de gasterópodos para tierras bajas y medias era nula hasta este estudio. Por lo tanto, se analizaron dos registros sedimentarios que se sub-muestraron cada 10 cm. El registro de Petén Itzá posee una longitud de 2.9 m con una edad basal de ~13000 años cal AP y el registro de Amarillo, de 3.6 m, corresponde a ~4000 años cal AP. Los análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) indican que los cambios en los niveles tróficos, el nivel de los lagos y la conductividad son los factores principales que determinan las fluctuaciones en las abundancias relativas de los paleobioindicadores durante el Holoceno. De la misma manera, el análisis de elementos mayores aporta información acerca de la variabilidad climática por medio de la identificación de procesos erosivos y periodos de mayor humedad asociados a una mayor intensidad en la actividad de El Niño y/o descargas de agua dulce provenientes del Atlántico Norte. La información obtenida permite determinar que cuerpos de agua más grandes, como el lago Petén Itzá, son más estables y por lo tanto la respuesta de los paleobioindicadores es más tenue. Al contrario, lagos pequeños como Amarillo, tienen una mayor sensibilidad a los cambios que ocurren en los niveles tróficos y del balance hídrico. A pesar de que se identifican períodos secos durante el Holoceno en los lagos Petén Itzá y Amarillo, la posición de la Zona de Convergencia Intertropical, el incremento en la insolación durante la estación seca, la mayor actividad de El Niño, así como factores orográficos y otros propios de cada lago tales como su geomorfología, mantuvieron la humedad necesaria para favorecer el desarrollo de la fauna registrada. Hacia el final del Holoceno (~1000 años), se observa en ambos registros una tendencia similar en el balance de precipitación/evaporación, con una tendencia hacia niveles bajos de los lagos debido a las condiciones secas de la región.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

1.1. INTRODUCCIÓN

Los lagos y sus cuencas constituyen un recurso natural que preserva una alta diversidad de fauna terrestre y acuática (Dudgeon *et al.*, 2006). El estrés que se ha producido durante el Holoceno en los ecosistemas acuáticos a causa de las variaciones climáticas origina modificaciones estructurales y funcionales, afectando al ciclo biológico de muchas especies (Nards y Munné, 2013). Por lo tanto, los lagos son excelentes integradores, conocidos como centinelas del cambio ambiental. La sensibilidad de los lagos a variaciones externas e internas controla su ontogenia. Estas variaciones incluyen el clima, la composición de rocas, la vegetación terrestre, biota acuática y las actividades humanas (Cohen, 2003). Lo anterior, convierte a los lagos en objetos importantes de estudio en investigaciones paleoambientales (Brenner *et al.*, 2002), con especial interés en el conocimiento de las respuestas registradas a cambios ocurridos durante los últimos 11.7 ka, periodo conocido como el Holoceno (Walker *et al.*, 2012).

El lago Petén Itzá, al norte de Guatemala, y el lago Amarillo en la Selva Lacandona, Chiapas, México, se encuentran sobre el mismo sistema kárstico y poseen una diferencia altitudinal que representa un ambiente peculiar para el desarrollo de una alta biodiversidad. Ambos lagos poseen un registro fiable de los cambios ambientales y climáticos debido a sus profundidades, ubicación y tasa de sedimentación. De esta manera, el estudio paleoambiental de los registros sedimentarios de estos lagos en el norte del neotrópico, permitirá registrar la evolución lacustre a partir del análisis de indicadores biológicos y no biológicos.

Los indicadores biológicos que se utilizarán en este estudio son amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos. Su importancia radica en su capacidad como indicadores del impacto ambiental, por su gran abundancia y diversidad en especies, amplia distribución y buena preservación en los sedimentos (Betancur, 2014). El indicador no biológico estará dado principalmente por el análisis de elementos mayores de los sedimentos. La combinación de diferentes indicadores biológicos y no biológicos permite hacer una inferencia del ambiente pasado más robusta y consistente. Debido a la diferencia en sensibilidad de los indicadores, estos pueden responder a cambios en el ambiente de la misma manera. Sin embargo, también pueden asociarse a cambios con otras variables ambientales o puede ser limitada su utilización como indicadores de algún cambio.

Este estudio multi proxy reconstruye y compara la historia paleoambiental de los lagos kársticos Petén Itzá y Amarillo en las tierras bajas y medias en el norte del neotrópico durante el Holoceno. De esta manera, se completa la historia para el lago Petén Itzá utilizando ostrácodos, ya que hasta el momento sólo existe información de la deglaciación y el último Máximo Glacial (Pérez *et al.*, 2011). La aplicación de funciones de transferencia, previamente descritas (Echeverría-Galindo, 2016), en el registro de Petén Itzá permite reconstruir cuantitativamente el nivel del lago y los cambios en conductividad eléctrica. Además, se registra por primera vez información paleoecológica de amebas testadas para el norte del neotrópico kársticos de tierras bajas y medias, Petén, Guatemala y Selva Lacandona, Chiapas, México. Así como información ecológica y de diversidad para los gasterópodos, los cuales han sido utilizados previamente en estudios paleoecológicos únicamente para análisis isotópicos (Mueller *et al.*, 2009).

1.2. JUSTIFICACIÓN

La complejidad en la respuesta de los lagos ante la evolución ambiental en la región Neotropical, donde el clima es el resultado de diferentes forzadores como la posición de la Zona de Convergencia Intertropical, el incremento en la insolación, la actividad de El Niño, entre otros, es de interés especialmente durante el Holoceno, donde se ha documentado que estos factores han tenido mayor injerencia. La localización de los lagos kársticos Petén Itzá y Amarillo, en un gradiente altitudinal, los convierte en lagos que detectan de forma diferencial las variaciones climáticas (Hodell *et al.*, 2012; Grauel *et al.*, 2016). Reconocer estas variaciones o retrasos en las respuestas permite hacer comparaciones con otros registros sedimentarios, entendiendo de mejor manera la historia ambiental y cómo ésta ha cambiado a través del tiempo y espacio.

El lago Petén Itzá en Guatemala y el lago Amarillo en México son relevantes para estudios paleoambientales pues forman parte del continuo más extenso de puntos de alta biodiversidad en Mesoamérica, el segundo más importante en cuanto a su diversidad biológica a nivel mundial (Conservación Internacional, Programa México y América Central, 2004; Myers *et al.*, 2000). Además, los dos lagos se encuentran en una región de importancia histórica y cultural por el establecimiento de ciudades mayas. A través del análisis de los ensambles de especies de amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos, así como de sus variaciones en el tiempo, es posible hacer inferencias en cuanto a cambios en los balances de precipitación/evaporación, cambios en los niveles de los lagos, sus conductividades y niveles tróficos. La información paleoecológica de estos tres grupos de bioindicadores es un nuevo aporte, necesario para reconocer la sensibilidad de estos ante el cambio ambiental en la región Neotropical. La inclusión de análisis de elementos mayores permite hacer una reconstrucción paleoambiental más confiable y robusta al ser un estudio multi proxy. Finalmente, la evidencia fósil permitirá reconocer a estos lagos como posibles refugios de especies ante períodos inestabilidad climática.

1.3. OBJETIVOS

El objetivo principal es reconstruir y comparar la historia paleoambiental de las tierras bajas y tierras medias en el norte del neotrópico durante el Holoceno a partir de paleobioindicadores acuáticos (amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos) y análisis de elementos mayores del lago Petén Itzá, Guatemala y Amarillo, Selva Lacandona.

ESPECÍFICOS

- Identificar los diferentes ensambles de paleobioindicadores y su respuesta a cambios ambientales ocurridos durante el Holoceno en los lagos Petén Itzá y Amarillo.
- Identificar patrones de cambio ambiental a partir de variaciones en los indicadores no biológicos (análisis de elementos mayores) en los registros sedimentarios de los dos lagos kársticos.
- Reconstruir los cambios en el nivel del lago Petén Itzá y sus variaciones en la conductividad durante el Holoceno a través del análisis cuantitativo aplicando funciones de transferencia.
- Comparar los hallazgos de la historia paleoambiental en las tierras bajas (Petén Itzá) y tierras medias (Amarillo) con otros registros locales y regionales en el norte del neotrópico que abarquen el período del Holoceno.

1.4. HIPÓTESIS

- El lago Petén Itzá (tierras bajas) y lago Amarillo (tierras medias) muestran una tendencia similar en el balance de precipitación / evaporación en los últimos 1,000 años AP comparado con registros locales y regionales en el norte del neotrópico que abarcan el período del Holoceno.
- El registro sedimentario del lago Amarillo es más sensible y muestra cambios abruptos en el balance de precipitación / evaporación que el del lago Petén Itzá durante el Holoceno.

CAPÍTULO 2. ANTECEDENTES

2.1 EVOLUCIÓN PALEOAMBIENTAL DURANTE EL HOLOCENO

Existen diferentes estudios paleoambientales en la Península de Yucatán sur que se basan en registros sedimentarios lacustres y que incluyen registros biológicos y no biológicos (Hodell *et al.*, 1995; Whitmore *et al.*, 1996; Leyden *et al.*, 1996). Dentro de los análisis no biológicos están las mediciones multielementales (Ti, K, Fe, Ca, etc.), susceptibilidad magnética, contenido de materia orgánica (Curtis *et al.*, 1998; Carrillo-Bastos *et al.*, 2010) y análisis isotópicos como $\delta^{18}\text{O}$ a partir de valvas de ostrácodos y gasterópodos (Curtis *et al.*, 1996; Curtis *et al.*, 1998; Rosenmeier *et al.*, 2002; Hodell *et al.*, 2001). Estos estudios han registrado la variación durante el Holoceno a partir de cambios hidrológicos como un reflejo del balance precipitación/evaporación. A partir del análisis de isotopos estables ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$) y propiedades litológicas (contenido de materia orgánica y carbonatos) en el lago Punta Laguna (Quintana Roo, México) se infieren las condiciones paleoclimáticas de los últimos 3,500 años en términos de la relación que tiene el registro con el desarrollo de la cultura maya, evidenciándose bajos niveles del lago y condiciones secas que concuerdan con los períodos en los que se ha registrado discontinuidades en la historia de la cultura maya (abandono del preclásico, hiato maya, colapso del clásico y el abandono postclásico) (Hodell *et al.*, 2007). Inferencias similares se registran en el lago Chichancanab ($19^{\circ} 53.0'\text{N}$, $88^{\circ} 46.0'\text{O}$) y X'caamal ($20^{\circ} 36.6'\text{N}$, $89^{\circ} 42.9'\text{O}$) cerca del inicio de la pequeña edad de hielo (~1300 d.C.) (LIA por sus siglas en inglés) (Hodell *et al.*, 2005). En cuanto a los estudios biológicos se han analizado registros de cladóceros (Vázquez *et al.*, 2016), ostrácodos (Cisneros, 2017; Díaz *et al.*, 2017 y Pérez, 2010) diatomeas y polen (Franco-Gaviria, 2014; Islebe *et al.*, 1996). Estos estudios han registrado la variación durante el Holoceno a partir de cambios en las asociaciones de las especies de los diferentes grupos biológicos, además de considerar sus preferencias ambientales.

En las últimas tres décadas, algunas asociaciones de especies de amebas testadas han sido utilizadas como paleobioindicadores, en particular en pantanos y turberas (Booth, 2002, 2008; Charman *et al.*, 2007; Hendon *et al.*, 2001; Lamentowicz *et al.*, 2008, 2010; Payne *et al.*, 2006; Schnitche *et al.*, 2006) existiendo tan sólo algunos estudios en lagos templados (Medioli y Scott, 1988). En general, los estudios en turberas han mostrado la utilidad de las amebas testadas para realizar reconstrucciones del nivel freático y de pH. En Centroamérica y Península de Yucatán sur no se tienen estudios de amebas testadas en lagos, únicamente en cenotes (van Hengstum *et al.*, 2010). Éste es el primer estudio que da información acerca de las amebas testadas de la región Neotropical en ambientes kársticos de tierras bajas y

medias de Petén, Guatemala y Selva Lacandona, Chiapas, México. Su importancia radica en su capacidad como indicadores del impacto ambiental, por su gran abundancia y diversidad en especies, amplia distribución y buena preservación en los sedimentos (Betancur, 2014).

TIERRAS BAJAS DEL PETÉN, GUATEMALA (0 – 200 m snm)

La primera información obtenida del clima del Pleistoceno de tierras bajas de la región Neotropical fue inferida a partir de un núcleo sedimentario del lago Quexil (125 m snm), Petén, Guatemala (Leyden, 1984; Leyden *et al.*, 1993, 1994). Rosenmeier y colaboradores (2002) estudiaron un registro sedimentario de 4,000 años en el lago Salpetén (200 m snm), Petén, Guatemala. Este estudio evidenció que los mayas indujeron la tala de bosque y por lo tanto ocasionaron la erosión del suelo. El lago Petén Itzá (115 m snm) es el primer lago de tierras bajas de la región Neotropical de Centro América que posee un registro sedimentario continuo de >200 ka. Hillesheim y colaboradores (2005) estudiaron el cambio climático durante la deglaciación (20 – 18 ka AP) y el Holoceno temprano (8.2 ka AP) evidenciando el cambio en el clima que ocurrió en el norte de las tierras bajas del neotrópico. En 2006 un equipo multidisciplinario de geólogos, geoquímicos, biólogos y limnólogos colaboraron para inferir condiciones paleoambientales de las tierras bajas del neotrópico durante el Pleistoceno tardío (125 ka AP) y Holoceno temprano. El objetivo era entender los factores que determinaban la distribución de los bioindicadores (ostrácodos, cladóceros, quironómidos y diatomeas) y aplicar esa información en un núcleo de sedimento del lago Petén Itzá para inferir las condiciones climáticas y ambientales del Cuaternario tardío (Pérez, 2010). Pérez y colaboradores (2011 y 2012) realizaron estudios con base en ostrácodos recientes y paleoecológicos en el lago Petén Itzá. Sin embargo, la información hasta el momento se refiere a la deglaciación y el Último Máximo Glacial y no existen conteos cuantitativos de abundancias ni tampoco se ha realizado un estudio multi-proxy que corresponda al Holoceno (11.7 ka al presente). Por otro lado, existe información para el lago Petén Itzá basado en gasterópodos donde se evalúan los cambios en la comunidad de moluscos, realizando conteos e identificando las especies (Covich, 1976). Sin embargo, los estudios paleoecológicos únicamente utilizan las conchas de estos moluscos para su análisis isotópico, sin considerar conteos y ecología de estos organismos (Mueller *et al.*, 2009).

TIERRAS MEDIAS DE SELVA LACANDONA, CHIAPAS (500 – 950 m snm)

En la región de la Selva Lacandona se tienen dos estudios que formaron parte de un mismo proyecto para el lago Ocotitalito (920 m snm), uno en el que se avalúan las dinámicas del clima y la vegetación regional durante los últimos 9,540 años a través de análisis de polen, susceptibilidad magnética y química sedimentaria (Franco-Gaviria, 2014) y otro estudio que reconstruye las fluctuaciones ambientales durante el Holoceno a partir de ostrácodos (Díaz *et al.*, 2017). Utilizando ostrácodos y geoquímica también hay información para el lago Tzi-BaNá (542 m snm) (Cisneros, 2017) y un registro sedimentario para el lago Lacandón (545 m snm) que reconstruye la dinámica ambiental del Holoceno tardío a través de la utilización de cladóceros como paleobioindicadores (Vázquez *et al.*, 2016).

Utilizando los diferentes indicadores biológicos y no biológicos mencionados anteriormente se ha descrito el Holoceno de la siguiente manera (cuadro 2.1) para las zonas de tierras bajas y medias en el norte del neotrópico.

Cuadro 2.1 Descripción del Holoceno para las tierras bajas de Petén (según Curtis *et al.*, 1998) y tierras medias de Selva Lacandona (según Vázquez-Molina *et al.*, 2017 y Díaz *et al.*, 2017).

	Registro sedimentario Petén Itzá (115 m snm)	Registro sedimentario Lacandón (810 m snm) y Ocotitalito (920 m snm)
Holoceno temprano 11.7 – 8.2 ka AP	>9000 AP las condiciones eran secas. Altas concentraciones de Fe y K y bajo CaCO ₃ , alta susceptibilidad magnética. No hay evidencia lacustre de microfósiles o polen. ~9000 AP sedimento dominado por CaCO ₃ , lo que indica que el lago ya se había formado. Polen sugiere condiciones húmedas. Bosque tropical presente. Inconsistencia con valores altos de ¹⁸ O indicando condiciones de alta E/P. El período termina con un bosque semi-deciduo de tierras bajas.	~9300 – 8510 AP se registran períodos de bajos niveles del lago y condiciones secas (incremento de señales de Sr, TIC y δ ¹⁸ O). ~8510 - 7820 AP se registra condiciones húmedas, altas precipitaciones, niveles altos del lago (>15 m) y baja abundancia de ostrácodos. Alta erosión. Presencia de bosque tropical.
Holoceno medio 8.2 – 4.2 ka AP	Aumentan valores de ¹⁸ O asociados a un cambio de especies de ostrácodos sugiriendo una transición a condiciones más húmedas (~6800 AP). Alta productividad primaria. ~5780 AP vegetación abierta como	~7750 - 6460 AP los ostrácodos indican condiciones estables, niveles intermedios del nivel del lago (~15 m) y aguas cálidas, bien oxigenada y con pH bajos. ~6200 – 4030 AP se registra alta

	gramas. Valores de ^{13}C de materia orgánica más positivos. Un cambio de bajos niveles del lago a más profundo.	diversidad de ostrácodos. Isótopos estables e indicadores no biológicos indican condiciones secas con cortos períodos húmedos. Disminución de la precipitación, altas tasas de evaporación y niveles bajos del lago. La vegetación característicamente acuática.
Holoceno tardío 4.2 ka al presente	<p>~4800 hasta ~2800 AP el polen documenta un aumento gradual en taxones asociados a perturbación y disminución de taxones de bosque de tierras bajas. Aumenta la erosión y valores de K y Fe.</p> <p>~2600 años donde se acumuló material detrítico fino (arcilla maya), registro del impacto humano. En sitios profundos de lagos de Petén esta arcilla llega a medir ~7 cm de espesor, sugiriendo un incremento en la erosión por aumento de la deforestación.</p> <p>~1100 - 1000 AP luego del colapso de la civilización maya, diferentes proxies indican recuperación forestal y estabilización del suelo. Para 1939 AP se infieren aumentos en la eutrofización (Rosenmeier <i>et al.</i>, 2002).</p>	<p>~3950 – 3200 AP especies de cladóceros litorales dominan. Lago en formación (pequeño y poco profundo). Ca y Ti indican condiciones secas con tres períodos de humedad (~3750, ~3550, ~3350 AP, picos de Ti y bajo Ca indicando alta erosión y baja precipitación de carbonatos).</p> <p>~3200 – 2600 AP altos valores de Ti indican alta erosión pluvial.</p> <p>~2600 – 2300 AP cladóceros litorales dominan infiriéndose bajos niveles del lago Lacandón.</p> <p>~2300 – 1600 AP cladóceros planctónicos dominan infiriéndose un lago más grande y abierto. Altos niveles de Ti por un ambiente más húmedo.</p> <p>~1600 AP condiciones secas con base al registro en Ti y cladóceros litorales.</p> <p>~3810 - 1970 AP bajas abundancias de ostrácodos y ausencia de especies nectobentónicas. Bajos valores de Sr y $\delta^{18}\text{O}$, indicando niveles altos del lago Ocotitalito y condiciones húmedas. Sin embargo, se observa una tendencia en la zona a condiciones secas, lagos someros con aguas cálidas, vegetación acuática, disminución en las precipitaciones.</p>

CAPÍTULO 3. MARCO TEÓRICO

3.1 ESTUDIO DE LOS SEDIMENTOS LACUSTRES

La Tierra se caracteriza por ser un planeta de agua, la cual se encuentra concentrada en su mayoría en los océanos y casquetes polares. Sólo cerca del 1% del agua del planeta se encuentra en los continentes como agua subterránea y agua superficial (ríos, lagos, pantanos, etc.) (Roldán y Ramírez, 2008). La Limnología es la ciencia que estudia estas aguas continentales, donde destacan los lagos (Brenner *et al.*, 2002).

Los lagos son ecosistemas de duración temporal corta (en términos geológicos, menos de 1 millón de años). Sin embargo, estos ecosistemas poseen una alta biodiversidad (Battarbee, 2000). Además de ser importantes por los servicios ecosistémicos que nos brindan, lagos también son sistemas sensibles a cambios en el clima que se observan en variaciones en la relación precipitación/evaporación, cambios en los niveles del agua, salinidad, etc. (Myers *et al.*, 2000).

Los procesos sedimentarios que ocurren dentro de todos los lagos favorecen que se acumulen secuencias de sedimento de manera ordenada a diferentes tasas de sedimentación, las cuales dependen del clima, la geomorfología de la cuenca de drenaje y la batimetría del lago (Brenner *et al.*, 2002). De esta manera, se preservan evidencias de la evolución del sistema lacustre, así como de los cambios ocurridos en su entorno. La paleolimnología, por lo tanto, es la ciencia que estudia esta información preservada en los sedimentos lacustres y que nos permite reconstruir la naturaleza de un lago o de su entorno en el pasado (Escobar *et al.*, 2005). Esta disciplina es esencial para el estudio de la variabilidad climática y ambiental de la evolución de los ecosistemas terrestres durante los últimos miles de años.

3.2 USO DE MULTIPLES PALEOINDICADORES

Los depósitos lacustres contienen granos de polen, diatomeas, restos de plantas carbonizadas, conchas de gasterópodos y ostrácodos, entre otros microfósiles; así como partículas detríticas, minerales precipitados, etc. (Brenner *et al.*, 2002). Los estudios de múltiples paleoindicadores proporcionan reconstrucciones climáticas y ambientales más robustas que aquellos que se basan únicamente en un solo indicador. La incorporación de bioindicadores en estudios paleoambientales agrega un componente temporal que corresponde a la edad y tiempo de residencia del organismo en un ecosistema, permitiendo la integración de las condiciones

ambientales presentes, pasadas y futuras. Algunas especies pueden identificar cambios ambientales que las mediciones básicas instrumentales no registran. Sin embargo, hay que considerar que las poblaciones de especies indicadoras pueden ser influenciadas por otros factores que no se están tomando en cuenta como enfermedades, parásitos, competencia, depredación, etc. (Holt y Miller, 2010).

3.2.1 PALEOBIOINDICADORES

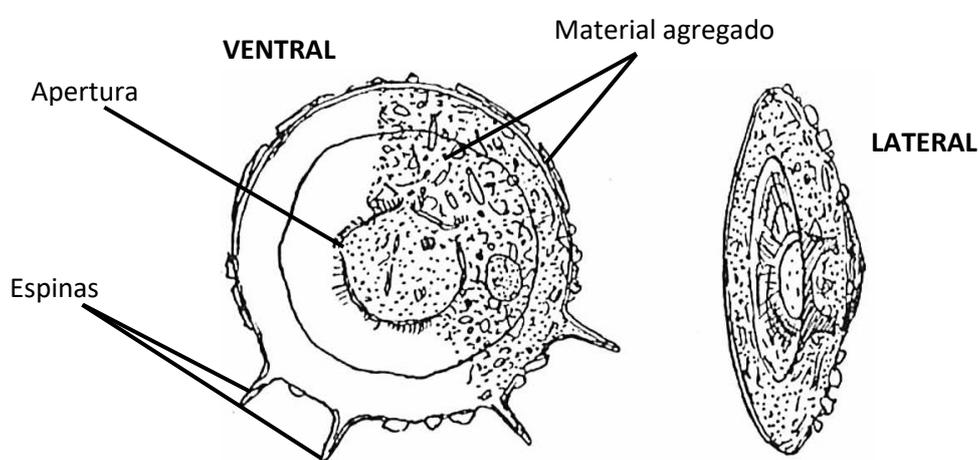
Los grupos de organismos considerados como buenos indicadores biológicos son aquellas especies raras o ubicuas que son altamente sensibles a cambios ambientales y que proveen una respuesta medible en determinado grado al estrés que se estudia (cuadro 3.2.1). Las densidades de sus poblaciones locales deben ser altas y a la vez, relativamente estables a pesar de la variabilidad climática y ambiental moderada. Las densidades poblacionales pueden verse alteradas debido a factores ecológicos como la competencia, depredación, etc., por lo que es fundamental el conocimiento de la ecología y biología de cada taxón, con una taxonomía consistente para permitir su correcta identificación. Además, los buenos indicadores biológicos se caracterizan por tener una excelente preservación en los sedimentos lacustres para que puedan ser encontrados y así utilizados en estudios de reconstrucciones ecológicas y climáticas (Holt y Miller, 2010).

A continuación, se describen los tres grupos de paleobioindicadores que se utilizarán en la reconstrucción paleoambiental de los lagos Petén Itzá y Amarillo.

A. Amebas Testadas

Las amebas testadas son protozoos ameboides que corresponden a un grupo polifilético que incluye parte de la Clase Rhizopodea y Reticularea (Zapata, 2006). Su registro fósil es a partir del Ordovícico (500 Ma). Las amebas testadas tienen el citoplasma encerrado dentro de una testa de la que salen pseudópodos. Estos organismos unicelulares pueden llegar a medir de 20 a 400 μm . Habitan en una variedad de ambientes como lagos, ríos, musgos, suelos, turbas y ambientes estuarinos. Algunas especies son bentónicas y poseen una testa secretada que puede ser de naturaleza proteica, calcárea o silíceas, mientras que otras poseen testas aglutinadas formadas por partículas orgánicas o minerales del ambiente circundante que mantienen unidas por una sustancia aglutinante que secretan (Meisterfeld, 2002 a, b; Ogden y Hedley, 1980).

Las testas de las amebas presentan una amplia diversidad morfológica, que permite la identificación hasta el nivel de especie (Mitchell *et al.*, 2008). Los estudios paleoecológicos son posibles debido a que estas testas normalmente poseen una excelente preservación en turbas y sedimentos lacustres (Warner, 1990). Algunas especies de amebas testadas se encuentran y preservan sus testas en condiciones de bajos pH, en contraste con otros indicadores acuáticos como gasterópodos y ostrácodos, que tienden a disolverse en estos ambientes (Patterson y Kumar, 2000). Las amebas testadas se identifican principalmente por la forma y composición de la teca, la forma de su apertura (pseudostoma), presencia de espinas, presencia de cuello, etc. (figura 3.2.1.A.). Sin embargo, las variaciones morfológicas infraespecíficas (var.) producidas por la influencia de ciertos tipos de ambientes deben ser tomadas en cuenta al delimitar las especies (McCarthy, 1984).



Fuente: modificado de Deflandre (1929).

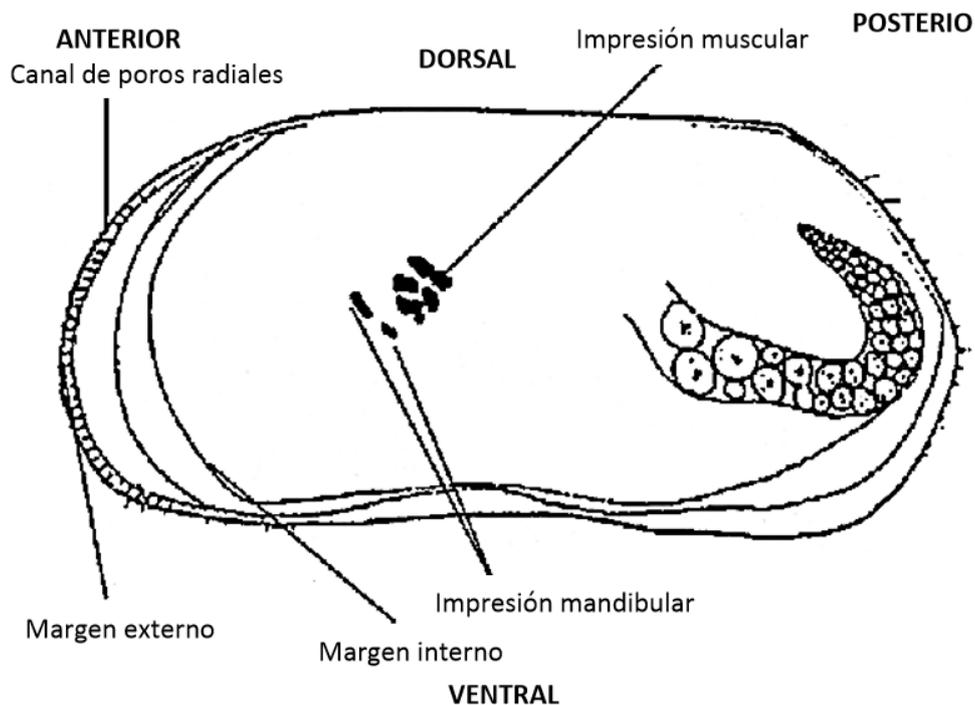
Figura 3.2.1. A. Esquema de ameba testada *Centropyxis aculeata* var. *discoides*. La identificación requiere de la observación de la testa en todos sus ángulos, vista ventral, posterior y lateral; reconocer el material del que está formada (autogénica o xenogénica); presencia o ausencia de pseudocámaras y cualquier otra ornamentación presente.

Las amebas testadas se reproducen asexualmente por fisión binaria, aunque la reproducción sexual ha sido reportada en raras ocasiones (Charman *et al.*, 1998). Se caracterizan por tener una generación en pocos días y la descendencia puede desarrollar diferentes morfologías de acuerdo con las variaciones de las condiciones ambientales. Estas variaciones infraespecíficas como el tamaño del caparazón, la textura, cantidades y tamaño de poros y grado de deformación de los caparazones, pueden ser utilizados para evidenciar variaciones paleoambientales a lo largo del Cuaternario (Gallegos *et al.*, 2014). Algunos de los usos son: (1) como indicadores de

ambientes lacustres contaminados (Asioli *et al.*, 1996; Reinhardt *et al.*, 1998). (2) Identificación de cambios naturales o antropogénicos (Kumar y Patterson, 2000). (3) Determinación del grado de eutrofización de los lagos (Medioli *et al.*, 1990). (4) Establecimiento de los cambios paleoambientales y paleoclimáticos ocurridos en ambientes lacustres durante el Pleistoceno-Holoceno (McCarthy *et al.*, 1995).

B. Ostrácodos

Los ostrácodos son un grupo de microcrustáceos que pertenecen a la subclase Ostrácoda, dentro del subfilum Crustacea, filo Arthropoda (Meisch, 2000). Su registro fósil es a partir del Ordovícico (500 Ma). Los ostrácodos son uno de los dos grupos de crustáceos más importantes en estudios paleolimnológicos (Pérez, 2010). Éstos son excelentes bioindicadores que responden de manera sensible a fluctuaciones en el clima y ambiente. Son utilizados como indicadores en cambios en la temperatura (Viehberg, 2006), conductividad (Mischke *et al.*, 2010) e hidrología (Álvarez *et al.*, 2005). Además, diversos estudios demuestran que los ostrácodos pueden ser utilizados para reconstruir los cambios en el nivel de lagos (Mourguiart y Carbonel, 1994; Mischke *et al.*, 2010). Es importante mencionar que debido a la abundancia y buena preservación de las valvas de los ostrácodos en los sedimentos, este grupo taxonómico también se ha utilizado en interpretaciones paleoecológicas (Delorme, 2001) y bioestatigráficas (Canudo, 2002; Pérez *et al.*, 2010). Los ostrácodos se diferencian del resto de los crustáceos por tener un cuerpo comprimido lateralmente, una cabeza sin diferenciar y un caparazón formado por dos valvas mineralizadas con poco contenido de Mg (Pérez *et al.*, 2010 y 2012). La identificación de estos organismos se realiza principalmente por las características de las valvas (figura 3.2.1.B.) como por ejemplo, los patrones formados por las marcas musculares. Así como el tamaño, forma, presencia de espinas, lóbulos, surcos, tubérculos, etc. (Meisch, 2000). Los ostrácodos dulceacuícolas presentan pocas ornamentaciones. Sin embargo, la variación de este carácter varía entre individuos o entre especies por factores ambientales o como consecuencia de la ontogenia (Henderson, 1990).



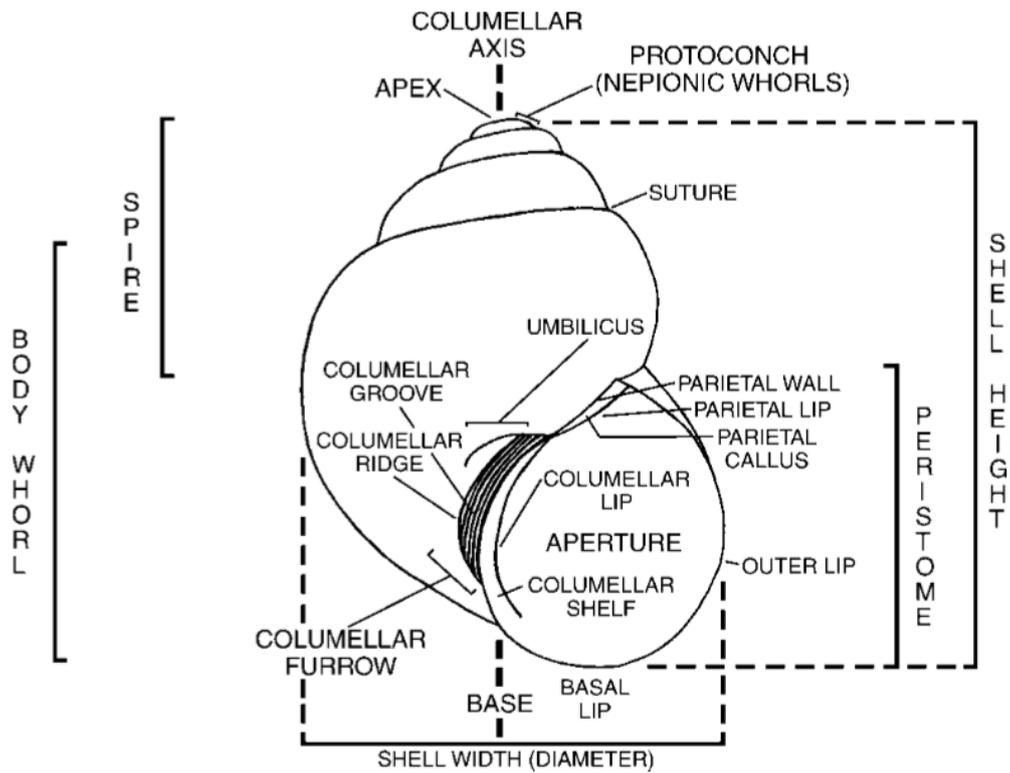
Fuente: modificado de Henderson (1990).

Figura 3.2.1.B. Esquema de valva de ostrácodo dulceacuícola. La parte dorsal corresponde a la charnela y la ventral, a la zona de separación de las valvas. En la región anterior se encuentra la impresión muscular, la cual se forman por la unión del músculo con la valva, de relevancia taxonómica.

Estos microcrustáceos poseen ocho estadios larvales y su ciclo de vida puede durar desde algunas semanas hasta varios años (Meisch, 2000). La mayoría de ostrácodos presentan dimorfismo sexual (Bronshstein, 1988; Maddocks, 1992). Algunas de las estrategias que estos crustáceos presentan para sobrevivir en ambientes desfavorables es su capacidad para formar huevos contra la desecación y una reproducción partenogenética (Pérez *et al.*, 2012). En general, los ostrácodos son organismos bentónicos o planctónicos y la mayoría son herbívoros y/o detritívoros. Sin embargo, algunas especies son carnívoras (Barnes, 1989). La distribución de los ostrácodos bentónicos está controlada principalmente por los factores físicos, químicos y biológicos del fondo y del agua que les rodea (Pérez *et al.*, 2010). Los factores ambientales más importantes son la salinidad, temperatura y profundidad (Pérez *et al.*, 2010). Sin embargo, el tipo de sustrato (arena, arcilla, limo) y la disponibilidad de alimento también ejercen influencia en su distribución y abundancia (Chacón y Rivas, 2009). Es importante considerar también, las interacciones ecológicas como competencia y depredación (Karanovic, 2012).

C. Gasterópodos

Los gasterópodos son una clase de moluscos que pertenecen a la clase Gastropoda, filo Mollusca (Ruppert y Barners, 1996). Su registro fósil es a partir de inicios del Cámbrico (570 Ma). Se caracterizan por ser asimétricos, con una sola valva, generalmente enrollada en espirales, en la que pueden retraer el cuerpo. Los gasterópodos presentan un pie muscularizado, utilizado en la locomoción. En la cabeza poseen estatocistos y ojos poco desarrollados. La mayoría de gasterópodos poseen una rádula que es utilizada para su alimentación. Exteriormente, la concha está recubierta por una cutícula que raramente fosiliza y su interior se encuentra tapizado de nácar (Ruppert y Barners, 1996). Las conchas están formadas por uno o varios minerales, usualmente aragonita o calcita (Terrence y Johannes, 1999). En general, los gasterópodos no han sido utilizados con un enfoque paleoecológico en aplicaciones paleoambientales o paleoclimáticas, únicamente se han utilizado para el análisis isotópico de sus conchas (Mueller *et al.*, 2009; Covich, 1976). Sin embargo, estudios actuales ecológicos reconocen que los gasterópodos son sensibles a cambios en concentraciones de oxígeno disuelto en el agua, presencia de vegetación, tipo de sustrato, concentraciones de carbonatos, salinidad, impacto humano y presiones ecológicas (parasitismo, depredación, etc.) (Dillon, 2004; Hershler, 2001). La taxonomía actual considera el número de vueltas y suturas que presenta la concha, su orientación, la presencia o ausencia de espinas, la forma de la concha, tipo de ornamentaciones, forma de la apertura, etc. (figura 3.2.1.C.)



Fuente: Terrence y Johannes (1999).

Figura 3.2.1.C. Esquema de concha de gasterópodo dulceacuícola. Todas las características aquí señaladas son las que se toman en consideración para una correcta identificación taxonómica.

A continuación, se presenta un cuadro resumen (cuadro 3.2.1) con aquellas variables ambientales a las que mejor responde cada uno de los paleobioindicadores utilizados.

Cuadro 3.2.1 paleobioindicadores y su sensibilidad a cambios en variables ambientales.

	Amebas testadas	Ostrácodos	Gasterópodos
Niveles del lago	+	++	++
Evaporación, salinidad y conductividad	++	+++	+++
Temperatura	+	+++	+++
Ph	+++	+	
Estacionalidad	+	++	
Estado trófico, productividad y erosión	+++	+	+
Contaminación por metales pesados	+++	++	
Influencia de agua subterránea y de ríos	+	++	

+ *Baja* ++ *Media* +++ *Alta* *sensibilidad del paleobioindicador a cambios en la variable ambiental.*

3.2.2 PALEO INDICADORES NO BIOLÓGICOS (ANÁLISIS MULTIELEMENTAL)

Las interpretaciones paleoclimáticas a partir de perfiles geoquímicos en los sedimentos lacustres dependen de la interacción entre el lago y las características de la cuenca y el régimen climático, por lo que varía entre sitios y a lo largo del tiempo (Davies *et al.*, 2015). La composición original, los productos resultantes del intemperismo y procesos erosivos pueden ser estudiados a partir de la cuantificación de la descomposición y formación autigénica de los minerales, permitiendo que el análisis de elementos mayores sea un indicador de cambios en el ambiente (Davies *et al.*, 2015). El análisis por Fluorescencia de Rayos X (FRX) en núcleos sedimentarios permite identificar cambios en la cantidad relativa y la naturaleza del material derivado de la cuenca el lago. Los indicadores de entradas detríticas incluyen los elementos litogénicos Al, Si, K, Ti, Fe, Rb y Zr pues son geoquímicamente estables (Boës *et al.*, 2011). El titanio (Ti) es utilizado como indicador de erosión y transporte de limos y arenas finas. Este elemento co-varia con el hierro (Fe) y la susceptibilidad magnética, pero como el Fe puede modificarse por condiciones redox y diagénesis (Boyle, 2001), el Ti es un indicador más confiable de las entradas de captación. Altos valores de Ti podrían resultar de la esorrentía de captación, indicando condiciones húmedas, pero en algunos casos podría indicar una deposición eólica (Davies *et al.*, 2015).

Durante episodios de climas secos, los niveles de los lagos decrecen, llevando a una deposición de minerales evaporativos, como carbonato de calcio (CaCO_3) y yeso (CaSO_4). Los perfiles de calcio (Ca) (Mueller *et al.*, 2009) y azufre (S) (Hodell *et al.*, 2012) han sido utilizados para identificar la deposición de estos minerales en los registros sedimentarios.

Los perfiles de hierro (Fe) y manganeso (Mn) proveen de información acerca de condiciones redox (Davison, 1993). Si el lago mezcla el agua, la columna de agua permanece oxigenada en la profundidad; si el lago está estratificado, la interfase sedimento-agua permanece en condiciones anaeróbicas. Los lagos profundos permanecen estratificados por períodos más largos, pero generalmente mezclan en alguna temporada. Las condiciones redox pueden afectarse por diferentes razones, incluyendo cambios en el nivel del agua, productividad biológica, deposición rápida de los sedimentos, así como factores climáticos, como temperatura, lluvias y vientos (Davies *et al.*, 2015). En ambientes reductores (condiciones anaeróbicas), la solubilidad del Fe y Mn incrementan (Boyle, 2001). Un cambio a Fe/Mn más alto puede interpretarse como una disminución del contenido de oxígeno en el fondo durante la

estratificación, o a la desoxigenación por el decaimiento orgánico seguido del aumento de la productividad biológica vinculada al cambio en la entrada de nutrientes (Davies *et al.*, 2015). Por ejemplo, en el lago Potrok Aike en Patagonia, los bajos valores de Fe/Mn se interpretan como un aumento en la mezcla del lago como resultado de los bajos niveles de agua o como un aumento en la velocidad del viento (Haberzett *et al.*, 2007). En el lago Montcortes en el noreste de España, a partir de las variaciones en Fe/Mn los cambios en la productividad del lago resultan de la esorrentía proveniente de la actividad agrícola (Corella *et al.*, 2012).

La presencia de Ca y Sr es comúnmente asociada a minerales carbonatos autigénicos o carbonatos cálcicos biogénicos en ambientes áridos y de caliza/carbonato, pero pueden ser co-variantes con elementos litogénicos en ambientes volcánicos y/o glaciales derivados de la captación de lavado, actividad eólica y/o desarrollo del suelo en la cuenca (Sr). La asociación del Sr a conchas de organismos carbonatados y minerales que precipitan en condiciones secas también permite utilizarlo como un indicador de un ambiente de alta salinidad (Eugster y Hardie, 1978). En el lago Petén Itzá se han utilizado las proporciones de $Ca/\Sigma (Al, Ti, Fe)$ para identificar períodos donde aumenta la deposición de carbonato autigénico en los sedimentos durante 4.5 – 3.5 años cal AP (Mueller *et al.*, 2009). Los valores de Ca también pueden reflejar la productividad biogénica de carbonato de calcio resultante de la concentración de evaporación. Por lo tanto, los valores altos de Ca y Sr han sido interpretados en este estudio como indicadores de condiciones secas y bajos niveles del agua de los lagos (alta evaporación); mientras que valores altos de Ti y Fe se asocian a condiciones húmedas de mayor precipitación (Davies *et al.*, 2015).

3.3 APLICACIÓN DE MODELOS MATEMÁTICOS A RECONSTRUCCIONES PALEOAMBIENTALES

La reconstrucción de los ecosistemas acuáticos del pasado requiere conocer previamente los ecosistemas acuáticos actuales (moderno) y así, identificar aquellos factores que determinan la distribución de los bioindicadores sensibles al ambiente (Boomer y Eisenhauer, 2002). A partir, del conocimiento de los ecosistemas acuáticos se construyen funciones de transferencia, que no son más que modelos matemáticos que relacionan a las especies modernas encontradas con las variables ambientales registradas en el lugar (Schwalb *et al.*, 2004). El conocimiento de los ecosistemas acuáticos actuales se lleva a cabo por medio de la realización de un “set de calibración”. Esta calibración moderna consiste en el muestreo de sedimento actual

(superficial) de una gran cantidad de cuerpos lacustres a lo largo de un amplio gradiente ambiental (Pérez, 2010; Jeppesen *et al.*, 2001). En cada cuerpo de agua muestreado se recaba la información limnológica como temperatura, pH, oxígeno disuelto, conductividad eléctrica, análisis químico del agua, etc., y con el sedimento colectado se cuentan e identifican los bioindicadores de interés. Con base en estos dos tipos de información se genera una ecuación matemática que relaciona cuantitativamente los ensambles de especies recientes con las variables limnológicas (físicas y químicas) de los sitios donde se encuentran dichas especies (Saros, 2009; Frenzel *et al.*, 2010). La función de transferencia requiere la determinación de tolerancias y óptimos de cada una de las especies con base en las mediciones ambientales que se toman en consideración. Además, requiere de una taxonomía consistente y datos físicos y químicos fiables del cuerpo de agua (Pérez, 2010). Una vez construida la función de transferencia, a partir de muestras actuales, esta función se aplica a la información que se obtiene del núcleo sedimentario (abundancias del mismo bioindicador con el que se construyó la función). Basándose en las especies encontradas en las muestras actuales, su relación con las variables limnológicas y cómo éstas se correlacionan con las especies fósiles del núcleo sedimentario, es posible cuantificar el cambio que ha ocurrido en el pasado con respecto a cierta variable ambiental de interés. Por lo tanto, la importancia del desarrollo de las funciones de transferencia radica en su aplicación en datos fósiles para una reconstrucción paleoambiental cuantitativa (Mischke *et al.*, 2010).

Hasta el momento, se tiene una función de transferencia para conductividad eléctrica y otra para profundidad desarrollada con base en ostrácodos colectados a lo largo del gradiente altitudinal de tierras bajas (75 – 219 m snm), medias (542 – 930 m snm) y altas (1,450 – 1,466 m snm) de la región norte Neotropical (Echeverría-Galindo, 2016). Estas dos funciones de transferencia se aplicarán al núcleo sedimentario del lago Petén Itzá y se describen más extensamente en el capítulo 5.

3.4 VARIACIÓN CLIMÁTICA EN EL SUR DE MÉXICO Y CENTROAMÉRICA

El clima del sur de México y Centroamérica es resultado de interacciones entre los sistemas del Pacífico y Atlántico (Correa-Metrio y Bush, 2012) y de las masas de aire continental de Norteamérica (Bradbury, 1997). El clima regional está determinado principalmente por:

(1) la posición de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), la cual marca los patrones de precipitación en los trópicos (Waliser y Gautier, 1993). La ZCIT es una zona de baja presión en los trópicos donde convergen los vientos alisios del norte y del sur. La alta radiación que recibe esta zona hace que el aire se caliente y el aire suba por convección, lo cual resulta en una alta nubosidad y precipitación. La variación en la incidencia de la radiación solar en el planeta hace que la ZCIT migre estacionalmente (Waliser y Gautier, 1993). En el verano boreal, la ZCIT migra hacia el norte debido al incremento de la insolación en el hemisferio norte. Esta migración ocasiona vientos húmedos en México y Centroamérica (Peterson y Haug, 2006). En el invierno boreal, la ZCIT migra hacia el sur, ocasionando condiciones secas (Magaña *et al.*, 1999).

(2) Las variaciones en las masas de agua cálida del Atlántico (AWM por sus siglas en inglés) son responsables principalmente de la actividad de huracanes en el Atlántico (Wang *et al.*, 2006). Este fenómeno se caracteriza por la presencia de una masa de aguas cálidas que durante todo el año que se encuentra en el Atlántico tropical. Durante el verano boreal, esta zona se expande y es fuente de vapor de agua durante las estaciones lluviosas en el sur de México y Centroamérica (Wang *et al.*, 2006). El ascenso de vapor de agua, junto con los vientos alisios, hacen que las nubes choquen con las cadenas montañosas de la zona aumenten las precipitaciones (Wang y Lee, 2007).

(3) El fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO por sus siglas en inglés) controla la variabilidad interanual de precipitación. Este fenómeno se explica por un debilitamiento del anticiclón del Pacífico sur. Durante la fase cálida de ENSO (El Niño), los vientos alisios del sur se debilitan, acumulándose aguas tropicales cálidas en el este del Pacífico (frente a las costas suramericanas). Esto hace que se modifique el gradiente de temperatura de todo el Pacífico, impidiendo el desplazamiento de la ZCIT al norte, disminuyendo así las precipitaciones durante el verano. Al contrario, la fase fría de ENSO (La Niña), hace que aumenten las lluvias invernales, desplazando hacia el sur la corriente del jet subtropical y aumentando los “nortes” en el golfo de México (Magaña *et al.*, 1999). Los “nortes” son masas de aires polares que al entrar al 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 ENSO se ha reportado desde el último Máximo Glacial (~20,000 años AP) y el Younger Dryas (~13,000 años AP) (Lea *et al.*, 2000; Conroy *et al.*, 2008). Durante el Holoceno (~11,700 años AP), el ENSO ha presentado variaciones importantes en su periodicidad e intensidad de las fases frías y cálidas (Moy *et al.*, 2002).

CAPÍTULO 4. ÁREA DE ESTUDIO

La Península de Yucatán, México y norte de Guatemala son lugares de interés especial para los limnólogos porque aquí se encuentran cuerpos lacustres de naturaleza kárstica, importantes en la captación de precipitación pluvial que actúan como recarga de acuíferos subterráneos, correspondiente a un área superficial de 165, 000 km² (Bauer-Gottwein *et al.*, 2011). Toda esta región presenta un gradiente de precipitación bien delimitado con una hidrología dominada por el sistema fluvial Grijalva-Usumacinta. La cuenca Grijalva-Usumacinta es exorreica que drena al golfo de México (Kolb, 2013). El río Grijalva nace en la vertiente oriental de la sierra de Cuchumatanes en Guatemala y después de recorrer la “depresión central de Chiapas” entra a la planicie costera del golfo de México por el cañón del sumidero, cruza la planicie y confluye con el río Usumacinta antes de desembocar en el golfo de México. De esta forma, los cuerpos lacustres en esta región kárstica presentan una alta conectividad hídrica. Las rocas principales dentro de esta cuenca son sedimentarias del Cretácico y Paleógeno (Kolb, 2013). La destrucción de bosques y selvas en esta región ha generado una crisis ecológica despertando un gran interés por la conservación de estos ecosistemas que se encuentran en la franja tropical y poseen variaciones altitudinales y geomorfológicas importantes (Conservación International, Programa México y América Central, 2004).

4.1. TIERRAS BAJAS DE EL PETÉN (0 – 120 m snm)

El departamento de El Petén en Guatemala limita al oeste con México y se encuentra a una altitud de 100 m snm. El clima es tropical cálido-húmedo, la precipitación promedio anual en El Petén es ~1665 mm y la temperatura promedio anual varía entre 22 – 29 °C. Las temperaturas más bajas (~20°C) se observan en enero y las más altas en mayo (~33°C) (CONAP, 2015). Las tierras bajas de El Petén se caracterizan por lluvias durante el verano y períodos secos en invierno (CONAP, 2015). Según la clasificación de Holdridge, el departamento se caracteriza por bosque húmedo subtropical cálido y bosque muy húmedo subtropical cálido. La vegetación dominante es caoba (*Swietenia macrophylla* King), cedro (*Cedrella odorata*), chico zapote (*Achras zapota*), ramón (*Brosimum alicastrum*) y ceiba (*Bombax pentandrum*). Dentro de la vegetación acuática se encuentran las ninfas (*Echhicornia crassipes*), *Salvinia* sp., entre otras.

LAGO PETÉN ITZÁ

El lago Petén Itzá (16°58'N, 89°42'W) (figura 4.1) es el más extenso (~100 km²) y más profundo (~160 m) de las tierras bajas (115 m snm) de América Central (Brenner, *et al.*, 2002). El lago Petén Itzá se encuentra en una zona con una historia prolongada de ocupación humana. Esto implica que los sedimentos lacustres ofrecen la posibilidad de investigar cambios climáticos e impactos antropogénicos sobre el paisaje y los recursos acuáticos, en el norte de Guatemala (Brenner, *et al.*, 2002).

El lago está estratificado en verano (Grauel *et al.*, 2016) y su patrón de circulación se define como cálido monomítico (Basterrechea, 1988), con un período de mezcla muy débil durante invierno. Se caracteriza por ser oligo-mesotrófico con una termoclina entre 20 – 40 m durante los periodos cálidos del año, pero que no se observa en los meses fríos de invierno (Pérez *et al.*, 2013).

4.2. TIERRAS MEDIAS DE LA SELVA LACANDONA (500 – 950 m snm)

La Selva Lacandona se encuentra en el nororiente de Chiapas, México a una altitud entre 500 a 950 m snm y presenta una de las extensiones más grandes (13,000 km²) de selvas altas perennifolias, uno de los ecosistemas más complejos y diversos que se conocen (Rzedowski, 2006). Se ha identificado diversos tipos de vegetación desde bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas, hasta vegetación secundaria (Rzedowski, 2006). La Selva Lacandona posee muchas especies endémicas a las selvas húmedas mesoamericanas (CONABIO, 2015) y varias especies de animales que se encuentran amenazadas o en peligro de extinción. Esta región se caracteriza por un gran número de otros lagos permanentes cuyos niveles varían ligeramente durante las épocas secas y húmedas, debido al escurrimiento superficial y subterráneo de agua, lo que permite una alta conectividad hídrica entre los diferentes cuerpos lacustres (CONANP, 2006). Desde el 2003, se encuentra incluido en la lista RAMSAR de humedales de importancia internacional (Ramírez, 2007). En la Selva Lacandona predomina un relieve montañoso conformado por sierras y serranías de origen sedimentario. El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano. La precipitación fluctúa, entre mayo – diciembre es el período húmedo y llueve un promedio de 1.17 mm, 92% de la precipitación anual; el 8% restante (146 mm) se distribuye en ligeras precipitaciones (nortes) entre enero - febrero. Durante marzo – abril, los meses más secos, las lluvias son escasas (canícula) (Kauffer y Villanueva, 2011). La temperatura media mensual es de 23.6 °C, con una oscilación de 5.6 °C; en el mes más frío (enero) el promedio es de 20.9 °C y

los más cálidos (mayo y junio) el promedio mensual es de 25.6 °C (Servicio Meteorológico Nacional [en línea], 2014).

LAGO AMARILLO

El lago Amarillo (16°59'N, 91°35'W) (figura 4.1) está a 830 m snm, tiene un área de ~19.58 m² (~0.00002 km²) y una profundidad de 9 m, siendo uno de los cuerpos lacustres mejor resguardados pues se encuentra rodeado por una vegetación relativamente densa perteneciente al Área Natural Protegida de Nahá. El lago se encuentra sobre rocas del Cretácico superior, principalmente calizas marinas (INEGI, 1981), así como lutitas y areniscas continentales del Eoceno (CONANP, 2006; Padilla-Sánchez, 2007).

Este lago es eutrófico y se caracteriza por una coloración café-amarilla otorgada por la presencia del dinoflagelado *Peridinium* sp. y algas cianofíceas como *Oscillatoria* sp. y *Merismopedia* sp. También se encuentran algas verdes como *Pediastrum* sp., *Closterium* sp. y diatomeas del género *Fragilaria* sp., *Cyclotella* sp., *Aulacoseira* sp. y *Eurotia* sp. (com. personal Gabriela Vázquez Hurtado, 2017).

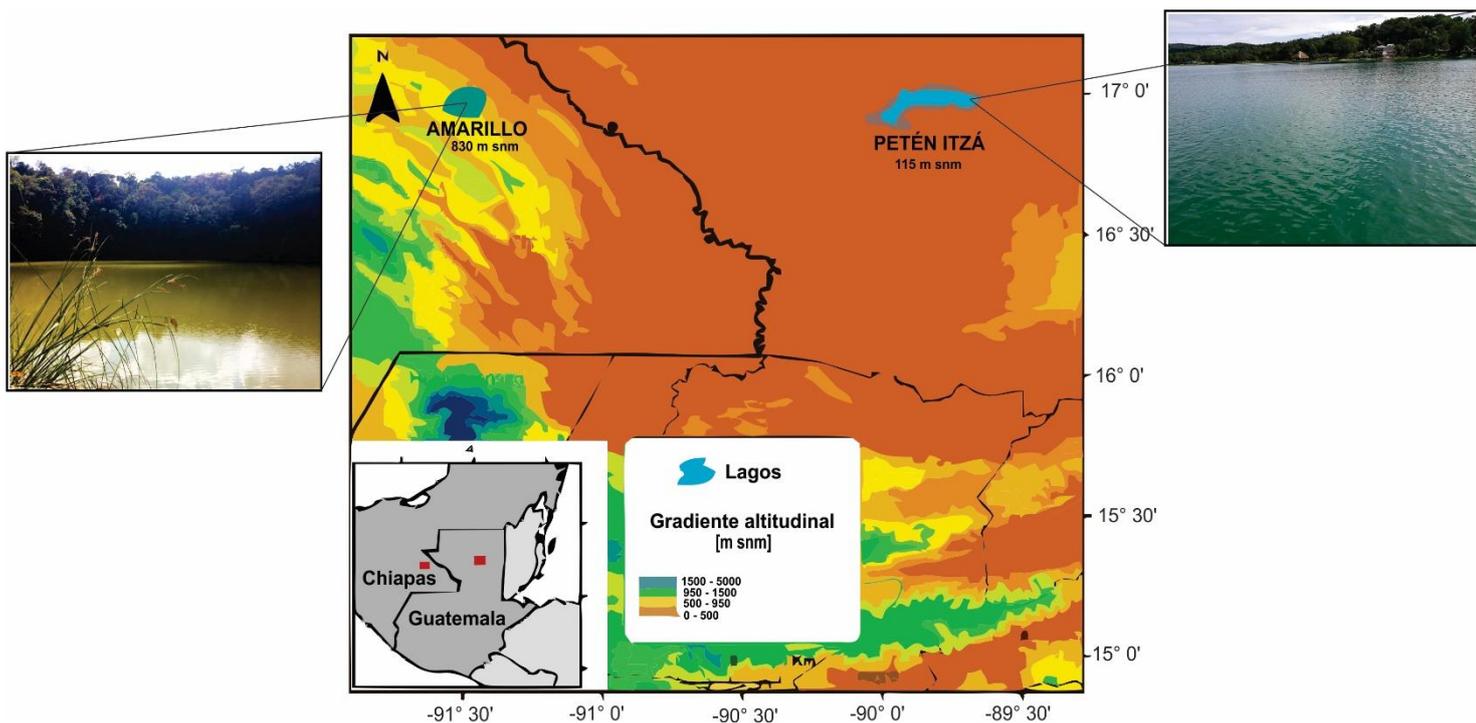


Figura 4.1. Localización de sitios de muestreo. Lago Petén Itzá (tierras bajas, Guatemala) y lago Amarillo (tierras medias, Chiapas) en mapa de gradiente altitudinal.

CAPÍTULO 5. ASPECTOS METODOLÓGICOS

Universo: Muestras del núcleo de 2.80 m de largo extraído del lago Petén Itzá, Guatemala, en el año 1999 y muestras del núcleo de 3.60 m de largo extraído del lago Amarillo, Selva Lacandona, México, en el año 2012. **Población y muestra:** amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos en 1 cm³ de muestra sedimentaria obtenida cada 10 cm de cada uno de los núcleos y muestras de sedimento para análisis de elementos mayores.

5.1 MÉTODOS

TRABAJO DE CAMPO

El núcleo de Petén Itzá fue extraído el 22 de agosto de 1999 por el Dr. Jason Curtis del Departamento de Ciencias Geológicas de la Universidad de Florida. La extracción se sitúa en la parte noreste del lago Petén Itzá (16°58'42.98"N y 89°42'58.14"W) a 115 m snm. La profundidad en el sitio de extracción del núcleo fue de 11.5 m, colectando 2.83 m de sedimento. El núcleo del lago Amarillo, fue extraído en julio del 2012 por el grupo del Laboratorio de Paleoecología y Paleoambientes, del Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM. La extracción se sitúa en las coordenadas 16°59'3.42"N y 91°35'47.86"W a 830 m snm. Todas las unidades sedimentarias se extrajeron con un nucleador de pistón modificado tipo Livingstone.

TRABAJO DE LABORATORIO

- DESCRIPCIÓN LITOLÓGICA

La descripción litoestratigráfica para Petén Itzá se realizó por los investigadores que extrajeron el núcleo sedimentario en 1999 en el departamento de Ciencias Geológicas de la Universidad de Florida he incluye únicamente la descripción de colores del sedimento. El núcleo del lago Amarillo fue descrito por el grupo de Paleoambientes de la Universidad Nacional Autónoma de México -UNAM- e incluye fotografías y la descripción de colores del sedimento y material que lo compone.

- CRONOLOGÍA

La cronología del lago Petén Itzá se determinó inicialmente a partir de fechamientos de radiocarbono de conchas del gasterópodo *Pyrgophorus* sp. Sin embargo, existe un error (≤ 900 años) ocasionado por el efecto de "aguas duras" que está dado por el origen kárstico de los lagos (Curtis *et al.*, 1998). Por lo tanto, se extrajo material carbonizado y vegetal del mismo nivel de donde se obtuvo la fecha con gasterópodos para corregirlos. Debido al poco material vegetal de las muestras, se tomó el cm

superior e inferior del nivel previamente fechado. A 41 cm se obtuvo una fecha de 250 años cal AP, en el departamento de Ciencias Geológicas de la Universidad de Florida, Estados Unidos (EU). La fecha correspondiente a los 278 cm (10200 años cal AP) se obtuvo en el laboratorio Beta Analytic Radiocarbon Dating en Florida, EU. En total, la cronología del lago Petén Itzá está determinada por 11 muestras, nueve de conchas de *Pyrgophorus* sp. y dos de material carbonizado y vegetal (ver cuadro 6.1). La cronología del lago Amarillo se basa en material carbonizado y vegetal medido por el laboratorio Beta Analytic Radiocarbon Dating en Florida, EU. En total, su cronología está determinada por 4 muestras (ver cuadro 7.1).

Los modelos de edad para los dos núcleos se calibraron utilizando la base de datos INTCAL13 (hemisferio norte) para obtener las fechas de radiocarbono en años calendario antes del presente (AP de aquí en adelante) (Beta Analytic [en línea], 2017). La relación edad/profundidades se determinó por la interpolación lineal (aplicando estadística bayesiana) entre pares de fechas utilizando el programa BACON (Blaauw y Christen, 2011).

- INDICADORES BIOLÓGICO

Los núcleos se muestrearon en intervalos de 10 cm, 29 muestras se obtuvieron para el núcleo de Petén Itzá y 36 para Amarillo. De cada muestra se submuestreo 1 cm³ de sedimento y se tamizó utilizando una luz de malla de 63 micras. La porción mayor se observó al microscopio estereoscópico Olympus SZX7 para realizar las extracciones, conteos e identificaciones de los bioindicadores.

AMEBAS TESTADAS

Se extrajeron las amebas testadas y se preservaron en viales con glicerina para su posterior identificación utilizando las claves taxonómicas de Adl (2005) y Deflandre (1928 y 1929). A pesar de que la utilización de variedades al identificar a las especies de amebas testadas no está considerada como válida ante el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), el uso informal de estas es de ayuda en estudios paleoecológicos pues permite caracterizar diferentes condiciones limnológicas (Dalby *et al.*, 2000). Por lo tanto, en este estudio se hace referencia a las variaciones (var. de aquí en adelante) de las especies.

OSTRÁCODOS

Se contaron las valvas de los ostrácodos de la siguiente manera: juveniles con valvas rotas (JVR) o intactas (JVI) y adultos con valvas rotas (AVR) o intactas (AVI). La distinción entre juveniles y adultos se determinó luego de revisar diferentes muestras e identificar el rango de tamaños que presenta cada especie. Esto se debe a que los ostrácodos tienen ocho estadios larvales, donde el último estadio es el adulto. Algunas valvas se extrajeron y preservaron en celdillas micropaleontológicas. Las especies se identificaron basándose en Meisch (2000) y Cohuo *et al.* (2017).

GASTERÓPODOS

Se extrajeron las conchas de gasterópodos y se preservaron en viales con alcohol al 70%. Estos fueron identificados utilizando la guía de Hershler (2001) y GBIF Backbone Taxonomy (2016).

Los tres grupos fueron fotografiados (figuras 6.4.1 y 7.4.1) utilizando un microscopio electrónico de barrido marca JEOL en el Laboratorio de Paleoclima y Paleoambientes del Instituto de Geología y un microscopio Hitachi SU 1510 en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de Biodiversidad del Instituto de Biología, UNAM.

- INDICADOR NO BIOLÓGICO (ANÁLISIS MULTIELEMENTAL)

El núcleo de Petén Itzá se muestreó cada 10 cm, obteniéndose 29 muestras de 1 cm³ cada una. El sedimento se secó por 24 horas en un horno a 50 °C y luego se molió hasta tener una textura de talco. La medición de los elementos se llevó a cabo en el Laboratorio de Geoquímica Ambiental del Instituto de Geología, UNAM, a través de un Analizador de Fluorescencia de Rayos X (FRX) Thermo Scientific NITON XL3t Ultra. Esta técnica emite rayos X característicos de cada átomo cuando son excitados por radiación electromagnética (Boyle, 2001). Los elementos químicos detectados y cuantificados para el registro sedimentario del lago Petén Itzá y lago Amarillo se presentan en porcentaje (%).

5.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

- INDICADORES BIOLÓGICO

Se calcularon los valores de abundancias relativas y se graficaron para visualizar los cambios a través del tiempo, reflejando así la heterogeneidad de las comunidades fósiles de los lagos. Además, se realizó el análisis multivariado de correspondencia sin tendencia (DCA por sus siglas en inglés) para evidenciar los factores ambientales principales y gradientes ecológicos que determinan a las comunidades de especies de amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos. Los ejes de ordenación se interpretan como los principales gradientes ambientales que determinan la distribución de los taxones y se definen con base en el conocimiento previo que se tiene de las preferencias ecológicas de las especies. Los ejes corresponden a desviaciones estándar (SD), lo que permite inferir cuantitativamente cambios ecológicos de la comunidad (Correa-Metrio *et al.*, 2014).-Se realizó un DCA para el lago Amarillo y dos para el lago Petén Itzá, uno de ellos consideró a ostrácodos y gasterópodos y otro sólo a las amebas testadas. De esta manera, se pudo comparar la ordenación de las amebas testadas en Amarillo y en Petén Itzá sin confundir las señales dadas por ostrácodos y gasterópodos.

- ANÁLISIS MULTIELEMENTAL

Se calcularon intervalos de confianza del 95% y se graficaron las variaciones de los elementos estroncio (Sr), titanio (Ti), hierro (Fe) y calcio (Ca) para identificar las fluctuaciones de estos a lo largo de los dos núcleos sedimentarios y así inferir cambios en las condiciones hidrológicas, niveles del agua de los lagos y períodos húmedos y secos.

- FUNCIONES DE TRANSFERENCIA

Las reconstrucciones paleolimnológicas, utilizando indicadores biológicos, requieren de funciones de transferencia, en donde modelos matemáticos que relacionan especies-ambiente derivan de una calibración moderna para reconstruir la(s) variable(s) ambientales de interés (Schwab *et al.*, 2004). Las calibraciones modernas consisten en información de ensambles de especies e información limnológica y del ambiente actual (Pérez, 2010). Por lo tanto, en este estudio se aplicaron dos funciones de transferencia previamente descritas por Echeverría-Galindo (2016) para reconstruir cuantitativamente los cambios en conductividad y profundidad en el lago Petén Itzá. Las funciones de transferencia aplicadas utilizaron un modelo de regresión de mínimos cuadrados de promedios ponderados parciales (WA-PLS por sus siglas en inglés) que se desarrollaron a partir de ostrácodos adultos modernos considerando un gradiente

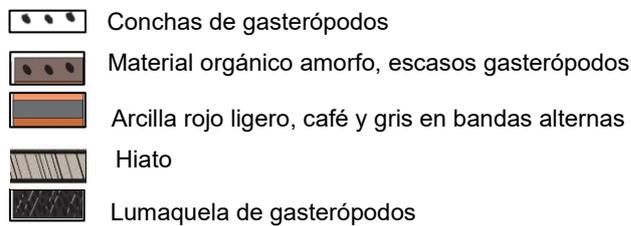
altitudinal de las tierras bajas, medias y altas del sur de la Península de Yucatán. La función para conductividad se construyó a partir de un total de 55 muestras y 25 variables actuales. La función para profundidad se construyó a partir de 31 muestras y 18 variables (Echeverría-Galindo, 2016). Estas funciones de transferencia no se aplicaron al núcleo sedimentario del lago Amarillo ya que no se encontraron ostrácodos. El lago Amarillo se caracterizó únicamente por la presencia de amebas testadas. Sin embargo, hasta el momento no se ha desarrollado una función de transferencia a partir de un set de calibración para esta zona con base en amebas testadas que pueda ser aplicada.

Los diferentes análisis y tratamientos de figuras se realizaron utilizando los programas C2 (Juggling, 2003) y R Project [paqueterías *Vegan* y *paleoMAS*] (R Core Team, 2013).

CAPÍTULO 6. RESULTADOS DEL LAGO PETÉN ITZÁ

6.1 LITOESTRATIGRAFÍA Y CRONOLOGÍA

El núcleo sedimentario del lago Petén Itzá tiene una longitud de 2.8 m. En la base se observa una unidad litoestratigráfica (de 2.83 a 2.56 m) que se caracteriza por arcillas gris oscuro/negro, lumaquela de gasterópodos. El resto del núcleo (de 2.56 a 0.10 m) se caracteriza por bandas alternas de 1 a 5 cm de espesor de material orgánico y arcillas de colores salmón, café y gris. Esta unidad se interrumpe por un hiato registrado aproximadamente entre 0.84 a 0.94 m. La sección más superficial (de 0.00 a 0.10 m) es material orgánico, floculante, color café con pocos restos de gasterópodos. A lo largo de todo el paquete sedimentario se encuentran conchas de gasterópodos, algunas secciones más abundantes que otras.



Petén Itzá 22-VIII-99

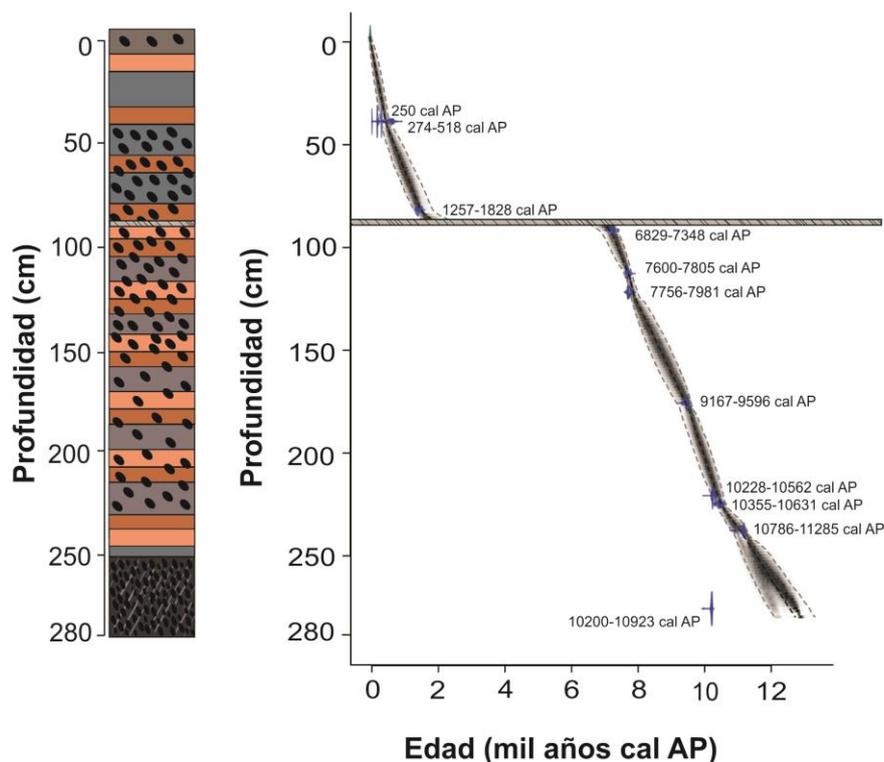


Figura 6.1. Litoestratigrafía y cronología para el registro sedimentario del lago Petén Itzá. Longitud de 2.8 m con un hiato a ~0.9m. La edad basal es de ~12,700 años AP con base en 11 fechas utilizando el programa Bacon.

La cronología de este núcleo está realizada a partir de la combinación de 9 mediciones en conchas del gasterópodo *Pyrgophorus* sp. y 2 a partir de material carbonizado y vegetal (cuadro 6.1), obteniéndose una fecha basal de ~12,700 años calibrados antes del presente (AP) y un hiato entre ~7,000 y ~1,300 años AP. A 41 cm de profundidad se tiene una datación con material vegetal (215 cal AD) y con gasterópodos (540 cal AD), la diferencia en las fechas corresponde a 325 cal AD, encontrándose muy cercanas por lo que se utilizan las dos para el modelo de edad (figura 6.1).

Cuadro 6.1. Datación del registro sedimentario del lago Petén Itzá.

Laboratorio	Clave	Profundidad (cm)	Material	Edad Cal AD	Rango Cal AP	Programa	Base datos para calibración
UF	41 cm	41	Vegetal y carbonizado	215	250	Bacon	IntCal13
UF-old	22-viii-99-mwi	41	Gasterópodo	540	274-518		
UF-old	22-viii-99-lex1	84	Gasterópodo	6320	1257-1828		
UF-old	22-viii-99-lex1	94	Gasterópodo	6850	6829-7348		
UF-old	22-viii-99-lex1	115	Gasterópodo	6890	7600-7805		
UF-old	22-viii-99-lex1	124	Gasterópodo	8440	7756-7981		
UF-old	22-viii-99-lex2	178	Gasterópodo	9090	9167-9596		
UF-old	22-viii-99-lex2	223	Gasterópodo	9270	10228-10562		
UF-old	22-viii-99-lex2	227	Gasterópodo	9710	10355-10631		
UF-old	22-viii-99-lex2	240	Gasterópodo	10200	10786-11285		
BETA	278 cm	278	Sedimento orgánico	9100	10200-10293		

UF = Universidad de Florida

6.2 DESCRIPCIÓN LIMNOLÓGICA

El lago Petén Itzá tiene un pH alcalino (8.5), una temperatura superficial de ~28°C, con valores de conductividad relativamente altos (533 $\mu\text{s}/\text{cm}$) atribuibles a su condición kárstica (cuadro 6.2). A pesar de ser un lago profundo (~160 m), aún se encuentra oxígeno a los 100 m. Los iones dominantes son sulfatos, calcio y carbonatos. El núcleo sedimentario se tomó bajo un tirante de agua de 11.5 m de profundidad y presentó una medición con el disco de Secchi de 6 m.

Cuadro 6.2. Parámetros limnológicos básicos y composición iónica del lago Petén Itzá.

	Prof_m	pH	T°C	Ω $\mu\text{s}/\text{cm}$	O ₂ mg/L	HCO ₃ ⁻ meq	SO ₄ ⁻² meq	Cl ⁻ meq	Na ⁺ meq	K ⁺ meq	Ca ⁺² meq	Mg ⁺² meq
Petén Itzá	0.5	8.5	27.6	533.0	8.9	1.89	3.29	0.37	0.51	0.13	2.85	1.52
	100.0	8.3	25.7	543.0	7.8	1.96	3.36	0.37	0.60	0.17	4.06	1.74

6.3. GEOQUÍMICA DE LOS SEDIMENTOS

A través del análisis de fluorescencia de rayos X (FRX) se midieron las concentraciones de Sr (estroncio), Ti (titanio), Fe (hierro) y Ca (calcio) (figura 6.3).

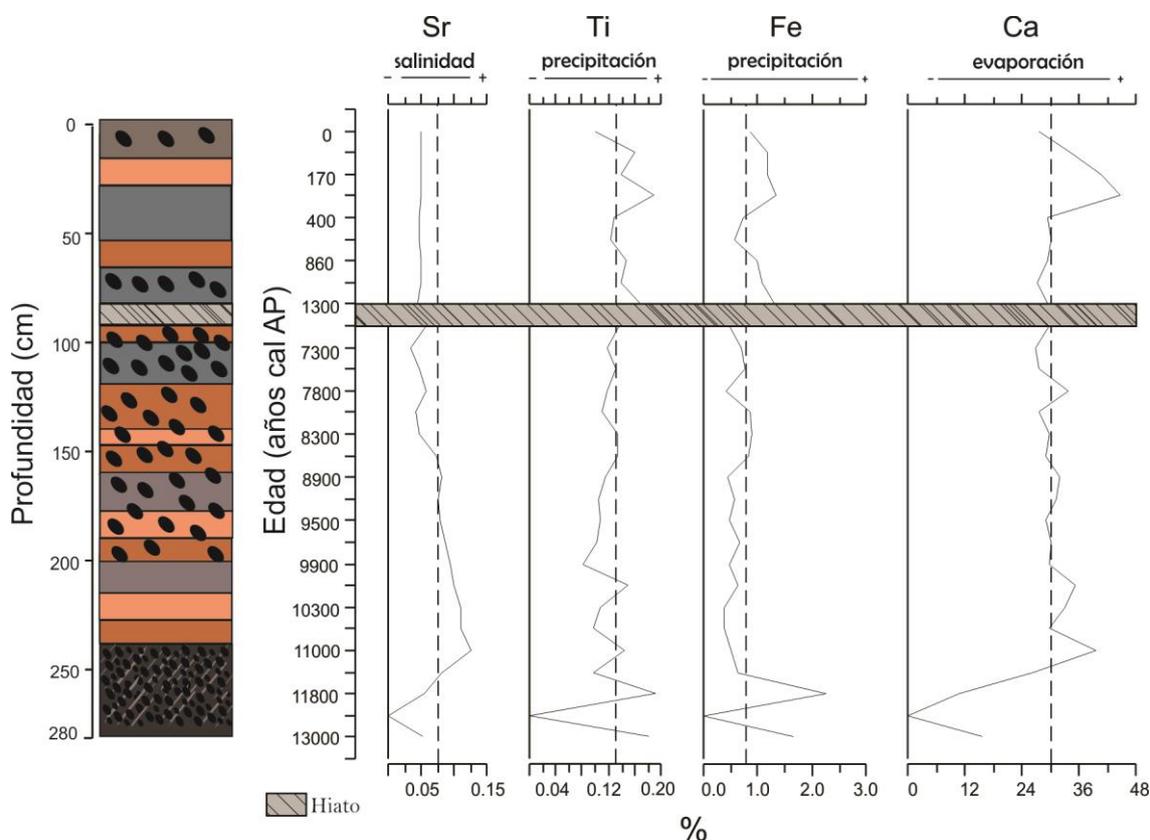


Figura 6.3. Análisis multielemental por FRX de la secuencia sedimentario del lago Petén Itzá. Las líneas verticales discontinuas indican la media para cada uno de los elementos [Sr (0.07), Ti (0.13), Fe (0.83) y Ca (30.01)].

El registro de Sr fue el que presentó menor variación a lo largo de la secuencia sedimentaria y su comportamiento es similar al Ca, alcanzando a los ~11,000 años AP sus valores más altos (0.13 y 39.46 %, respectivamente) (figura 6.3). El Ti y Fe presentaron los valores más altos a ~11800 años AP (0.19 y 2.26 %, respectivamente). En general, el Ca tiene una relación inversa con el Ti y el Fe en todo el registro. Entre ~9,500 y 7,300 años AP todos los elementos registraron valores medios, justo antes de encontrar el hiato (entre ~7,000 y 1,300 años AP) los valores de Fe muestran una tendencia a una menor precipitación y el Ca tiende a una mayor evaporación, lo que permite inferir condiciones secas lo que explicaría la falta de sedimentación. Luego del hiato la precipitación aumenta (valores de Ti y Fe altos). Sin embargo, la tendencia hacia el final del registro es hacia condiciones de menor precipitación (bajos valores de Ti y Fe) y aumentos en la evaporación (altos valores de Ca).

6.4 ENSAMBLE DE BIOINDICADORES: AMEBAS TESTADAS, OSTRÁCODOS Y GASTERÓPODOS.

A lo largo del núcleo se registraron cinco especies de amebas testadas, seis de ostrácodos y tres de gasterópodos (cuadro 6.4 y figura 6.4.1).

Cuadro 6.4. Especies identificadas.

AMEBAS TESTADAS	Familia Arcellidae <i>Arcella rotundata</i> var. <i>aplanata</i> (Playfair, 1917)
	Familia Centropyxidae <i>Centropyxis aculeata</i> var. <i>aculeata</i> (Ehrenberg, 1838) <i>Centropyxis aculeata</i> var. <i>discoides</i> (Penard, 1902) <i>Centropyxis gibba</i> (Deflandre, 1929)
	Familia Diffugiidae <i>Diffugia oblonga</i> var. <i>oblonga</i> (Ehrenberg, 1838)
OSTRÁCODOS	Familia Candonidae <i>Cypria petenensis</i> (Ferguson <i>et al.</i> , 1964) <i>Pseudocandona antillana</i> (Broodbakker, 1983)
	Familia Cyprididae <i>Cypridopsis vidua</i> (Müller, 1776)
	Familia Darwinulidae <i>Darwinula stevensoni</i> (Brady y Robertson, 1870)
	Familia Limnocytheridae <i>Cytheridella ilosvayi</i> (Daday, 1905) <i>Paracythereis opesta</i> (Brehm, 1939)
GASTERÓPODOS	Familia Cochliopidae <i>Pyrgophorus coronatus</i> (Pfeiffer, 1840)
	Familia Hydrobiidae <i>Tryonia exigua</i> (Morelet, 1851)
	Familia Cochliopidae <i>Cochliopina</i> sp. (Morrison, 1946)

(Deflandre, 1928 y 1929; Adl, 2005; Cohuo *et al.*, 2017 y Meisch (2000); GBIF Backbone Taxonomy, 2016).

La descripción de las preferencias ecológicas actuales y el potencial paleoecológico más importantes de cada una de las especies identificadas se describe en el cuadro A en la sección de anexos.

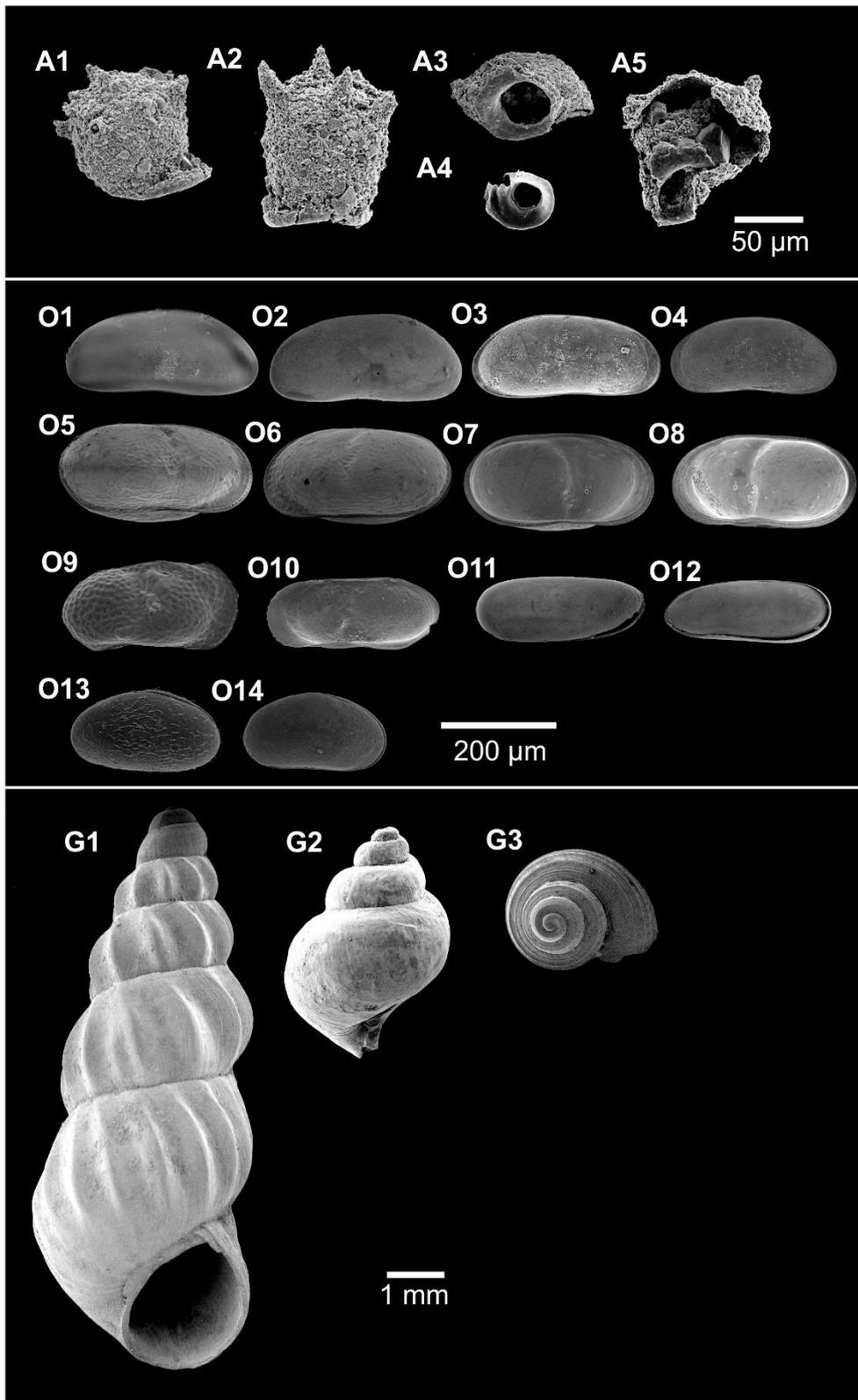


Figura 6.4.1. Lámina MEB de bioindicadores fósiles acuáticos en lago Petén Itzá. AMEBAS TESTADAS: A1 – A2. *Centropyxis constricta* var. *constricta*; A3. Pseudoestoma de *C. gibba*. A4. Pseudoestoma de *Centropyxis aculeata* var. *discoides*. A5. *Diffflugia* sp. **OSTRÁCODOS:** O1 – O4. *Pseudocandona antillana*; vista externa (EV) valva derecha (RV), EV valva izquierda (LV), vista interna (IV) valva izquierda (LV), IV RV. O5 – O8. *Cytheridella ilosvayi*; EV caparazón derecho, EV caparazón izquierdo, IV LV, IV RV. O9 – O10. *Paracythereis opesta*; EV RV, IV RV. O11 – O12. *Darwinula stevensoni*; VE caparazón derecho, EV caparazón izquierdo. O13 – O14. *Cypridopsis vidua*; EV caparazón derecho, EV caparazón izquierdo. **GASTERÓPODOS:** G1. *Tryonia exigua*. G2. *Pyrgophorus coronatus*. G3. *Cochliopina* sp.

Las abundancias relativas de las especies de los tres grupos de paleobioindicadores acuáticos en estudio variaron a lo largo de todo el núcleo sedimentario (figura 6.4.2). El grupo de los ostrácodos es el más abundante (43,858 en abundancia específica), seguido por los gasterópodos (1,336) y finalmente las amebas testadas (1,091). Las amebas testadas más abundantes son *Centropyxis gibba* (50%) y *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* (48%). *Paracythereis opesta* es el ostrácodo más abundante (39% en abundancia relativa) y *Cypria petenensis* el de menor abundancia (27%). En cuanto a los gasterópodos, *Cochliopina* sp. es el género más abundante (77%).

Las amebas testadas se registraron a partir de ~9500 años AP y la mayor riqueza (4 especies) es a ~400 años AP. *Centropyxis gibba* y *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* son las especies más abundantes. Los ostrácodos y gasterópodos se encontraron en todo el núcleo. La mayor riqueza de ostrácodos (6 especies) se registró a partir de ~7300 años AP. *Cytheridella ilosvayi* fue la única especie encontrada en la base del núcleo y volvió a encontrarse a partir de ~9900 años AP. En general, se encontraron más ostrácodos bentónicos (B) que nectobénticos (NB), 4 y 2 especies respectivamente. Los gasterópodos *Tryonia exigua* y *Cochliopina* sp. mostraron un recambio importante a los ~9900 años AP. El gasterópodo *Pyrgophorus coronatus* se registró en la base del núcleo, hasta una fecha aproximada de 8900 años AP.

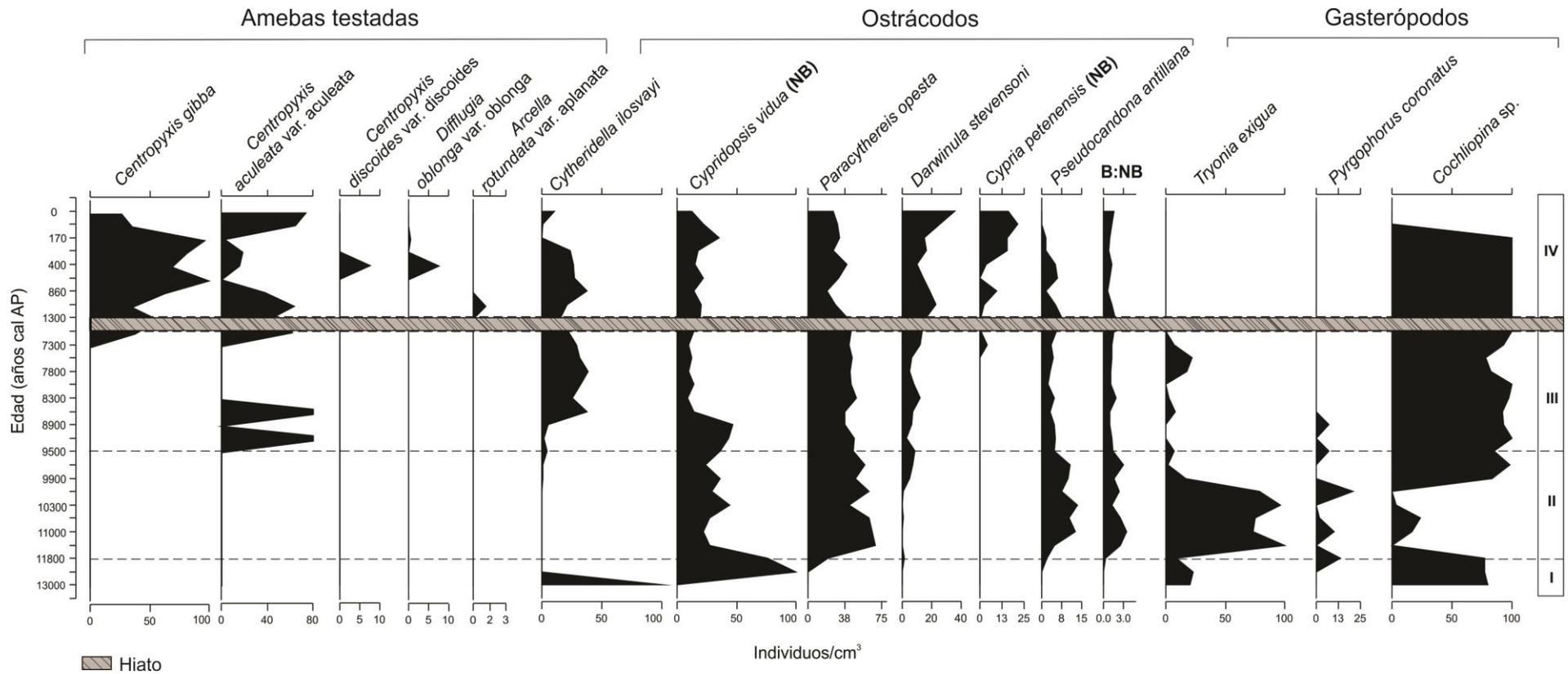


Figura 6.4.2 Abundancias de paleobiomarcadores acuáticos a lo largo del registro sedimentario del lago Petén Itzá. Se representan las abundancias relativas de 5 especies de amebas testadas, 6 de ostrácodos y 3 de gasterópodos. Las amebas testadas se registraron a partir de ~9500 años AP. La mayor riqueza de ostrácodos (6 especies) se registró a partir de ~7300 años AP. Se registró mayor abundancia de especies bénticas (B) que nectobénticas (BN). Los gasterópodos mostraron un recambio importante a los ~9900 años AP entre *Tryonia exigua* y *Cochliopina* sp. Las zonas marcadas con líneas discontinuas (I – IV) se definieron con base en el DCA estratigráfico de la figura 6.5.C.

Las zonas definidas en la figura 6.4.2, con base en el DCA estratigráfico (figura 6.5.C explicado en la siguiente sección), se caracterizan de la siguiente manera:

Zona I (~13000 – 11801 años AP): *Cytheridella ilosvayi* y *Cypridopsis vidua* son las únicas especies de ostrácodos que se registran en la base del núcleo. Además, se registran las tres especies de gasterópodos con la predominancia de *Cochliopina* sp.

Zona II (~11800 – 9501 años AP): *Cytheridella ilosvayi* desaparece del registro mientras *Cypridopsis vidua* disminuye su abundancia. Por primera vez se registra *Paracythereis opesta* y *Pseudocandona antillana*. *Darwinula stevensoni* aumenta su abundancia hacia finales del período. Ocurre un recambio entre las especies *Cochliopina* sp. y *Tryonia exigua*, siendo esta última notablemente más abundante. *Pyrgophorus coronatus* mantiene sus abundancias relativamente bajas.

Zona III (~9500 – 7001 años AP): las amebas testadas se registran por primera vez a ~9500 años AP con la especie *Centropyxis aculeata* var. *aculeata*. *Cytheridella ilosvayi* se recupera de nuevo, pero no tan abundante como en la base del registro. *Cypridopsis vidua* continúa disminuyendo su abundancia, mientras que *Paracythereis opesta* y *Darwinula stevensoni* mantienen sus abundancias. *Pseudocandona antillana* se mantiene pero menos abundante. De nuevo, ocurre un recambio entre los gasterópodos *Tryonia exigua*, disminuyendo casi completamente, y predominando *Cochliopina* sp.

HIATO (~7000 – 1301 años AP): la edad del inicio y término del hiato es incierta pero se registra un salto en las fechas de casi 6 mil años entre el centímetro inferior y superior estudiado. La falta de deposición de sedimento sugiere un cambio ambiental importante donde el clima fue seco y los niveles del agua bajaron. Después del hiato, el ensamble de especies no es tan diferente a lo observado antes de este evento.

Zona IV (13000 años al presente): se observa un recambio de especies entre las amebas testadas *Centropyxis gibba* (aumentando su abundancia) y *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* (disminuyendo). Por primera vez se registra *Centropyxis discoides* var. *discoides* y *Diffugia oblonga* var. *oblonga*. No se registra *Arcella rotundata* var. *aplanata*. Todas las especies de ostrácodos recuperan sus abundancias para la fecha reciente, excepto *Cytheridella ilosvayi* y *Pseudocandona antillana*. *Cochliopina* sp. mantiene su abundancia hasta ~170 años AP.

6.5 ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIA SIN TENDENCIA (DCA)

El análisis de la figura 6.5.A considera únicamente a las amebas testadas encontradas en este núcleo sedimentario (Petén Itzá) y se separa del análisis realizado para ostrácodos y gasterópodos (figura 6.5.B) con el fin de no confundir las señales de respuesta de los paleobioindicadores al ambiente.

La ordenación de especies en la figura 6.5.A (a) muestra a *Diffflugia oblonga* var. oblonga y *Centropyxis discooides* var. discooides con puntajes positivos de desviaciones estándar (SD) en el eje 1 y 2. Estas especies son raras en el núcleo (poco frecuentes) y se encuentran aisladas en la ordenación. *Centropyxis gibba* se ordena en el lado positivo del eje 1 y con puntajes negativos en el eje 2. *Centropyxis aculeata* var. aculeata y *Arcella rotundata* var. aplanata se ordena con en el lado negativo de los dos ejes. El DCA estratigráfico (b) demuestra que la ordenación de las especies puede ser explicada únicamente considerando el eje 1, ya que los dos ejes presentan una tendencia igual pero contraria. La tendencia del eje 1 desde ~8,000 años hacia el presente va incrementando. Utilizando el conocimiento previo de la ecología de las especies de amebas testadas (cuadro 6.3.2), se asocia la ordenación de las especies como una respuesta a cambios en el nivel trófico del lago (eje 1).

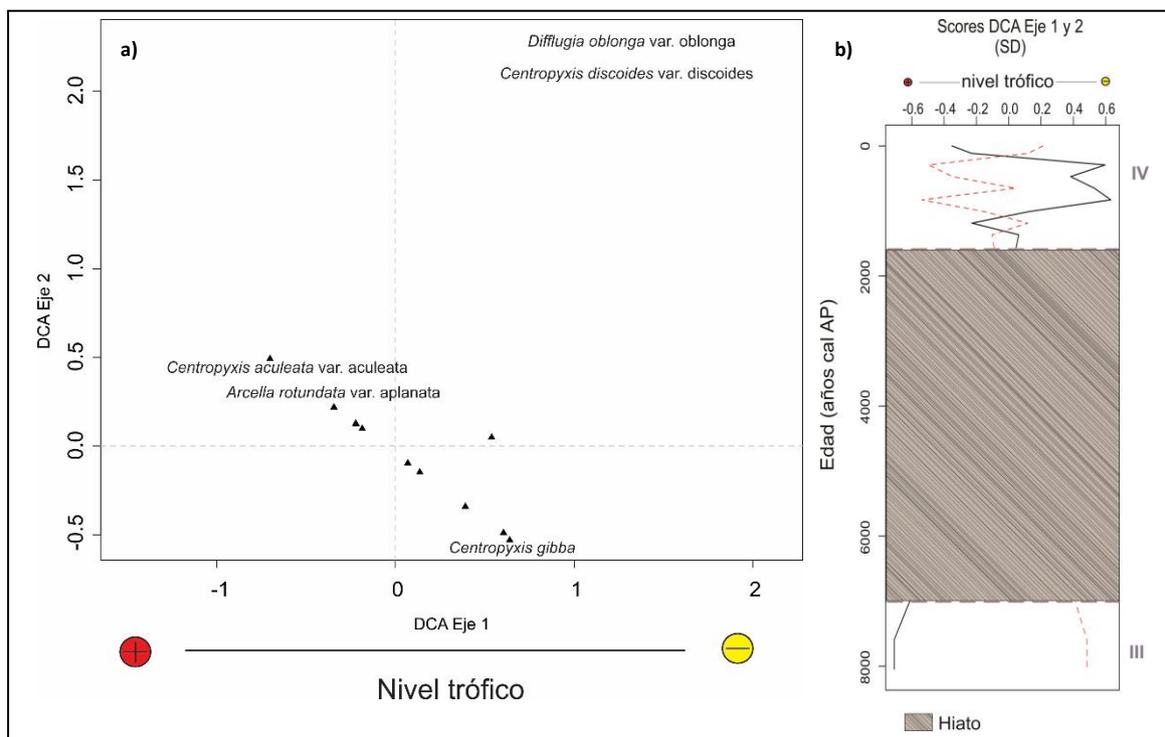


Figura 6.5.A. Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA por sus siglas en inglés) para amebas testadas del lago Petén Itzá. a) Ordenación de especies y muestras (triángulos) dados en desviaciones estándar (SD) con base en cambios en el nivel trófico. b) DCA estratigráfico. Eje 1 (línea negra continua) y eje 2 (línea roja discontinua) de los puntajes de las especies a lo largo del tiempo. La representación

en espejo que se observa de los ejes indica que la ordenación de las especies puede ser explicada únicamente con el eje 1. Los puntajes se representan hasta ~8000 años AP porque hasta esta fecha se encontraron amebas testadas en el núcleo sedimentario.

El análisis en la figura 6.5.B (a) muestra la ordenación de ostrácodos y gasterópodos. Los ostrácodos *Cypridopsis vidua* y *Paracythereis opesta*, junto con el gasterópodo *Pyrgophorus coronatus*, se ordenan del lado positivo del eje 1 y 2. Mientras *Cytheridella ilosvayi* (ostrácodo) y *Cochliopina* sp. (gasterópodo) tienen puntajes negativos. *Pseudocandona antillana* (ostrácodo) y *Tryonia exigua* (gasterópodo) se ordenan en el lado positivo del eje 1 pero negativo del eje 2. Al contrario, *Cypria petenensis* y *Darwinula stevensoni* se ordenan en lado negativo del eje 1 y positivo del eje 2. El DCA estratigráfico (b) muestra que el eje 2 es diferente al eje 1. El conocimiento previo de la ecología de las especies de ostrácodos y gasterópodos (cuadro 6.3.2) permite asociar al eje 1 con cambios en la conductividad y al eje 2 con cambios en la temperatura del lago.

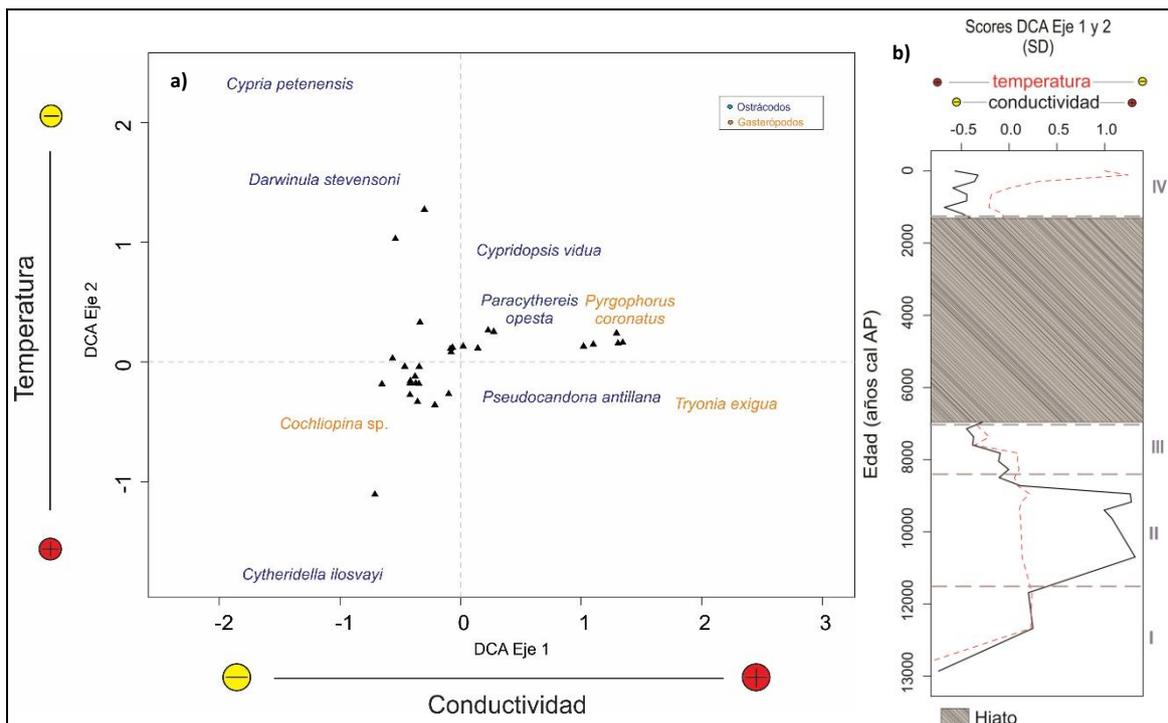


Figura 6.5.B. Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA por sus siglas en inglés) para ostrácodos y gasterópodos del lago Petén Itzá. a) Ordenación de especies y muestras (triángulos) dados en desviaciones estándar (SD) con base en cambios en la conductividad (eje 1) y temperatura (eje 2). b) DCA estratigráfico. Eje 1 (línea negra continua) y eje 2 (línea roja discontinua) de los puntajes de las especies a lo largo del tiempo. Los puntajes se representan a lo largo de los ~14000 años AP pues en todo el núcleo sedimentario se encontraron ostrácodos y/o gasterópodos.

En cuanto al cambio ecológico (figura 6.5.C) en terminos generales, los primeros ~1000 años AP, las amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos parecen responder de forma similar al ambiente. Sin embargo, las distancias calculadas con base en ostrácodos y gasterópodos son mayores que las basadas en amebas testadas. Las variaciones que se registran por debajo de 1 desviación estándar ($SD < 1$) se considera como episodios de estabilidad y lo que está por arriba ($SD > 1$), episodios de inestabilidad.

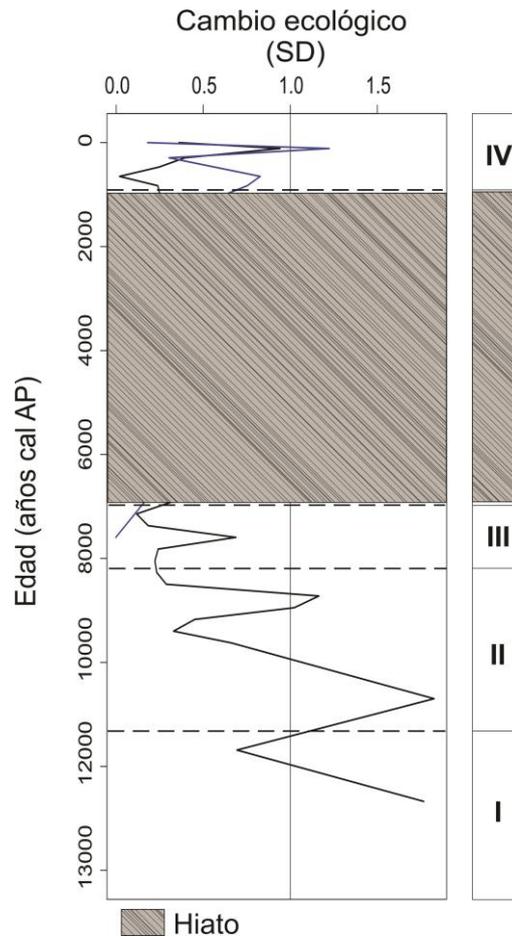


Figura 6.5.C. Cambio ecológico en el lago Petén Itzá. Puntajes en desviaciones estándar (SD) de las distancias entre muestras en términos de cambio ecológico para amebas testadas (azul) y ostrácodos y gasterópodos (negro). Se definieron 4 zonas (I - IV) donde se observaron cambios ecológicos relevantes con base en la ordenación de las especies (figura 6.5.A y 6.5.B).

6.6 FUNCIONES DE TRANSFERENCIA

La aplicación de las dos funciones de transferencia previamente desarrolladas (Echeverría-Galindo, 2016) permitió reconstruir cuantitativamente los cambios en conductividad y profundidad del lago Petén Itzá (figura 6.6.C). Se reconstruyeron los últimos ~8,300 años AP ya que hasta esta fecha se registraron valvas de ostrácodos adultos para aplicar las funciones. La función de transferencia para profundidad (figura 6.6.A.) tiene una robustez de $r^2 = 0.68$. A ~400 años AP se reconstruyó la menor profundidad (-13 m con respecto a la profundidad de donde se extrajo el núcleo, 11.5 m) y la mayor profundidad (224 m) a ~1,300 años AP. Entre ~170 y ~280 años AP también se reconstruyeron niveles del lago más altos que el actual (64 y 77 m de profundidad, respectivamente). Un cambio drástico de profundidad se reconstruye en menos de 200 años (entre 1,110 – 1,300 años cal AP). La función de transferencia para conductividad (figura 6.6.B.) tiene una robustez de $r^2 = 0.90$. En general, los valores de conductividad reconstruidos se encuentran entre 400 – 600 $\mu\text{s/cm}$. La menor conductividad (361 $\mu\text{s/cm}$) se reconstruyó a ~1,300 años AP y la mayor conductividad (663 $\mu\text{s/cm}$) a ~7800 y ~8300 años AP.

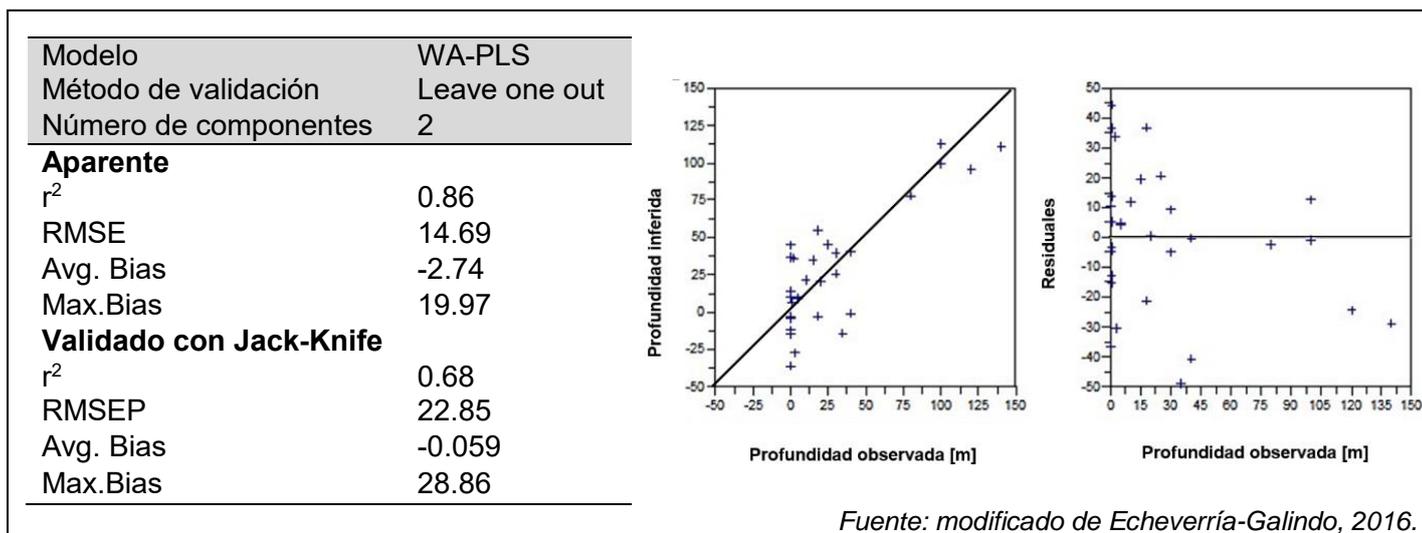


Figura 6.6.A. Desempeño de la función de transferencia para profundidad. La función utilizó un modelo de Regresión de Mínimos Cuadrados de Promedios Ponderados Parciales (WA-PLS por sus siglas en inglés) y se construyó a partir de 31 muestras y 18 variables. La robustez es de $r^2 = 0.68$ con un error (RMSE) = 22.85. Las mediciones (observadas) e inferidas de conductividad utilizando dos componentes del modelo de regresión WA-PLS. Los residuales muestran la dispersión de los datos, ideal mientras más cercanos al cero y a lo largo de todo el eje horizontal se encuentren.

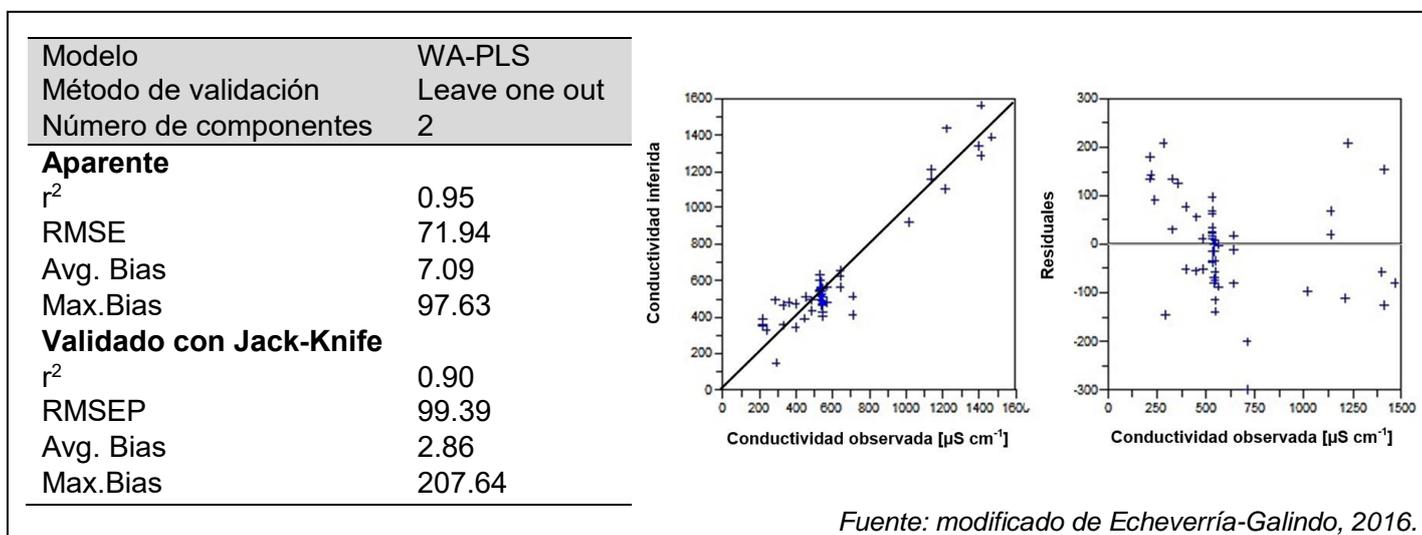


Figura 6.6.B. Desempeño de la función de transferencia para conductividad. La función utilizó un modelo de Regresión de Mínimos Cuadrados de Promedios Ponderados Parciales (WA-PLS por sus siglas en inglés) y se construyó a partir de 55 muestras y 25 variables actuales. La robustez de $r^2 = 0.90$ con un error (RMSE) = 99.39. Las mediciones (observadas) e inferidas de conductividad utilizando dos componentes del modelo de regresión WA-PLS. Los residuales muestran la dispersión de los datos, ideal mientras más cercanos al cero y a lo largo de todo el eje horizontal se encuentren.

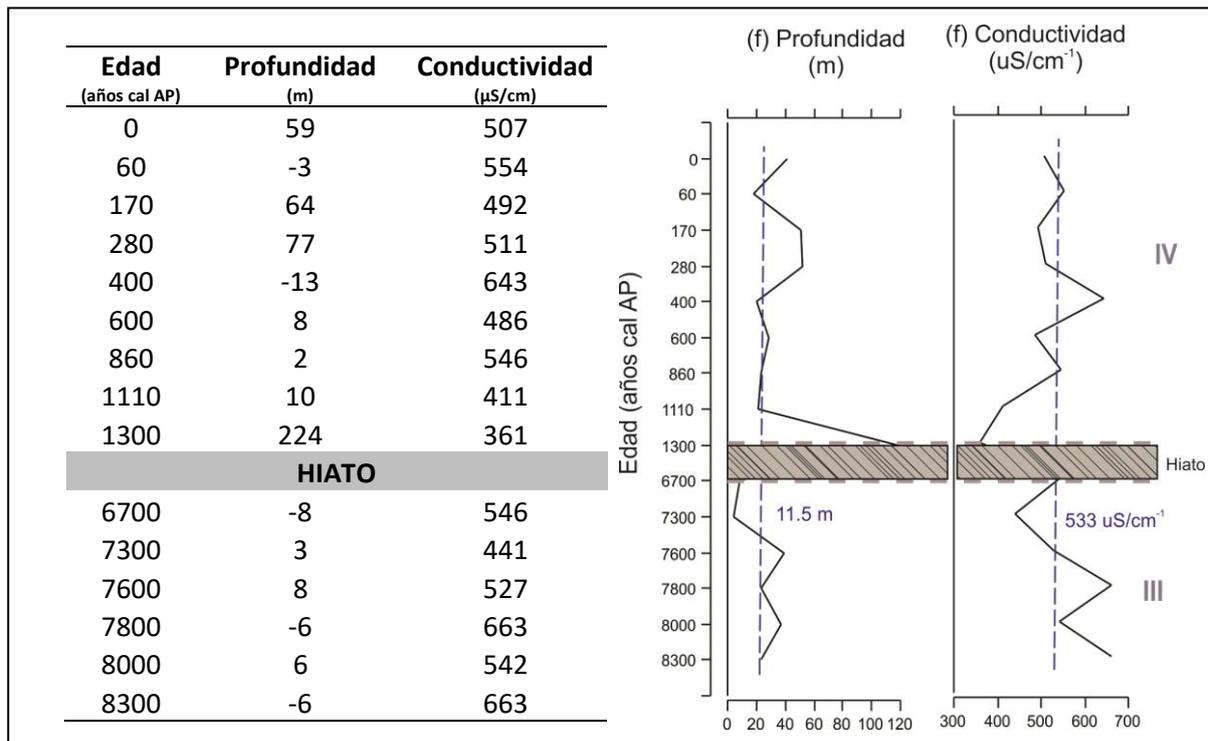


Figura 6.6.C. Reconstrucción cuantitativa de profundidad y conductividad del lago Petén Itzá. Se reconstruyeron los últimos ~8,300 años AP aplicando las funciones de transferencia (figura 6.6.A y 6.6.B) previamente descritas (Echeverría-Galindo, 2016.). Los valores negativos de profundidad identifican valores menores con respecto a la profundidad donde se extrajo el núcleo (11.5 m), con líneas discontinuas azules se identifican los valores actuales de profundidad (11.5 m) y conductividad (533 $\mu\text{S}/\text{cm}$).

CAPÍTULO 7. RESULTADOS DEL LAGO AMARILLO

7.1 LITOESTRATIGRAFÍA Y CRONOLOGÍA

El núcleo sedimentario del lago Amarillo tiene una longitud de 3.6 m. La litoestratigrafía de este núcleo se caracteriza por grandes secciones de material orgánico y arcilla oscura con pequeñas bandas de arcillas más claras.

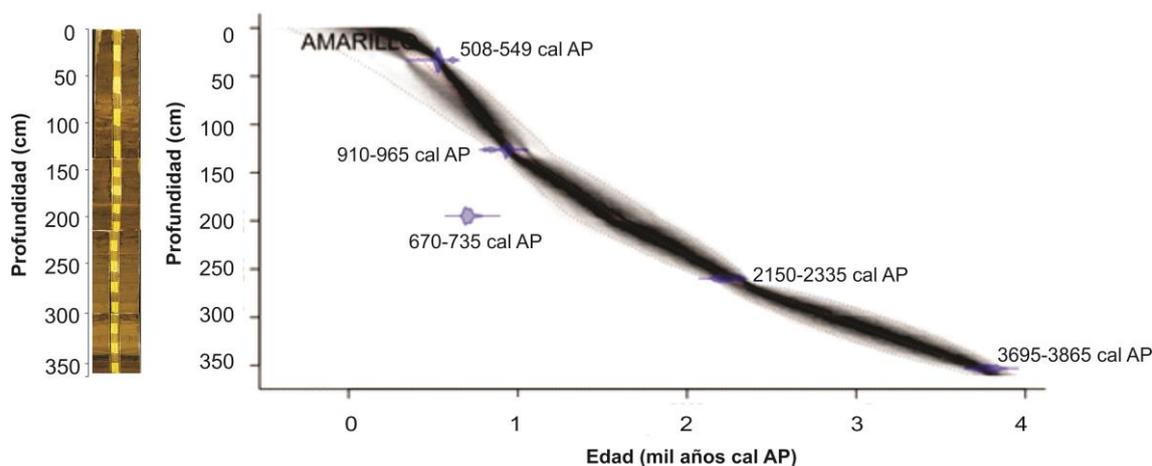


Figura 7.1. Litoestratigrafía y modelo de edad para el registro sedimentario del lago Amarillo. Longitud de 3.6 m y una edad basal de 3,815 años AP con base en material carbonizado y material vegetal.

La cronología está realizada con base en ^{14}C de material carbonizado y vegetal. El modelo de edad se construyó a partir de 4 fechas, obteniéndose una fecha basal de 3,815 años antes del presente (AP). La fecha con un rango de edad entre 670-735 cal AP a 195 m de profundidad es una muestra que posiblemente se contaminó en el laboratorio con material moderno (com. personal M. Sc. Felipe Franco-Gaviria, 2017), aunque también es posible que una alta incidencia de ácidos húmicos procedentes de la descomposición de plantas en la muestra arrojara una fecha más joven (Hedges y Van Klinken, 1992).

Cuadro 7.1. Datación del registro sedimentario del lago Amarillo.

Clave BETA	Profundidad (m)	Material	Edad Cal AD	Rango Cal AP	Programa	Base datos para calibración
409554	27	Madera	1401-1442	508-549	Bacon	IntCal13
437074	127	Vegetal	985-1040	910-965		
423225	195	Vegetal	1215-1280	670-735		
437073	260	Carbonizado	385-200	2150-2335		
407439	353	Carbonizado	1915-1745	3695-3865		

7.2 DESCRIPCIÓN LIMNOLÓGICA

El lago Amarillo tiene un pH alcalino (8.2), una temperatura superficial igual a Petén Itzá (~28°C) (cuadro 6.2) y conductividades más bajas (306 $\mu\text{s}/\text{cm}$) (cuadro 7.2). A pesar de ser un lago poco profundo (~10 m), el fondo es hipóxico (muy poca disponibilidad de oxígeno). Los iones dominantes son carbonatos y magnesio.

Cuadro 7.2. Parámetros limnológicos básicos y composición iónica del lago Amarillo.

	Prof_m	pH	T°C	Ω $\mu\text{s}/\text{cm}$	O ₂ mg/L	HCO ₃ ⁻ meq	SO ₄ ⁻² meq	Cl ⁻ meq	Na ⁺ meq	K ⁺ meq	Ca ⁺² meq	Mg ⁺² meq
Amarillo	0.5	8.2	28.0	306.0	6.6	3.20	<0.04	0.02	0.02	0.01	1.69	2.30
	10.0	7.7	21.4	313.0	0.4	3.57	<0.04	0.01	0.02	0.01	1.69	2.00

7.3 GEOQUÍMICA DE LOS SEDIMENTOS

A través del análisis de fluorescencia de rayos X (FRX) se midieron las concentraciones de Sr, Ti, Fe y Ca.

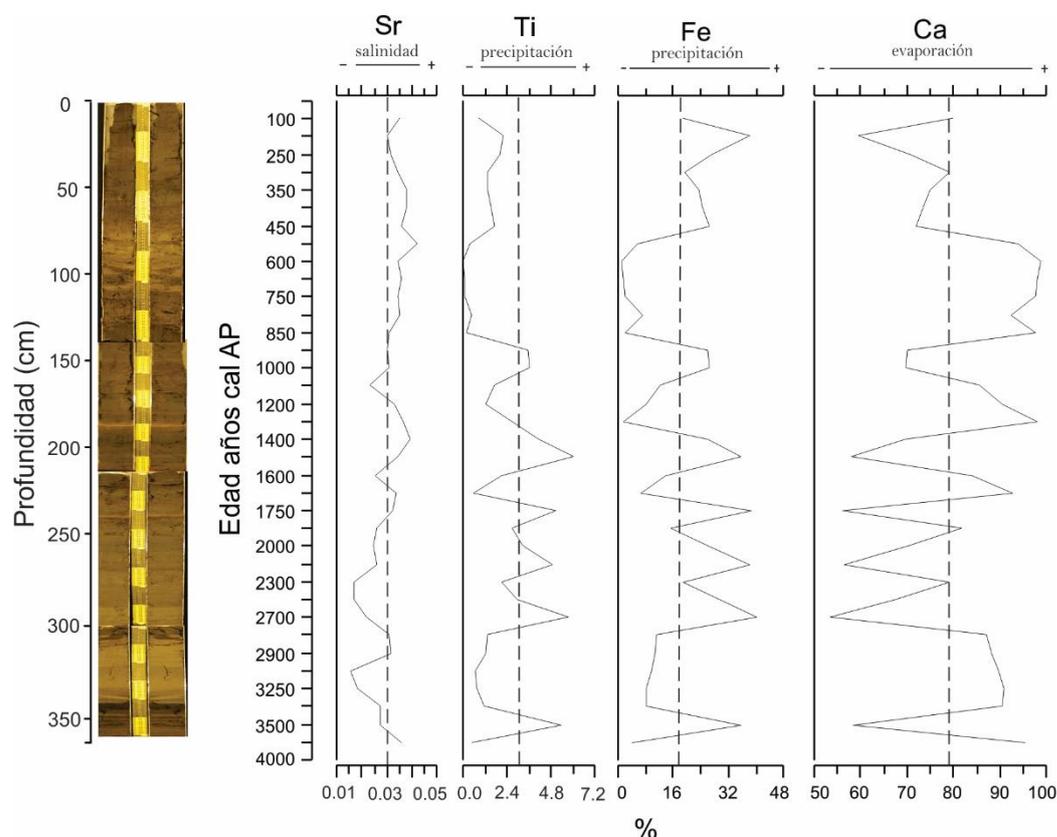


Figura 7.3. Análisis multielemental de la secuencia sedimentario del lago Amarillo. Las líneas verticales discontinuas indican la media para cada uno de los elementos [Sr (0.03), Ti (2.09), Fe (18.05) y Ca (79.80)].

El registro de Sr presentó variaciones moderadas a lo largo de la secuencia sedimentaria, su comportamiento es co-variante con el Ca (figura 7.3). El registro de Ti y Fe se comportan de manera similar. Los valores más altos registrados son de Ca, seguido de Fe, Ti y Sr. A ~600 y 1300 años AP se registra en promedio el valor de Ca más alto (98.5) y valores bajos de Fe (1.43) y Ti (0.04). Hacia el presente, el Ca tiende a aumentar, mientras que el Fe y Ti a disminuir.

7.4 ENSAMBLE DE BIOINDICADORES: AMEBAS TESTADAS

En los sedimentos del lago Amarillo se recuperaron amebas testadas y ostrácodos. Los ostrácodos recuperados (7 valvas) de aquí en adelante son despreciados pues se asocian a transporte por otros organismos y no se consideran como restos de organismos autóctonos del lago. Además, es importante mencionar su mala preservación (valvas frágiles con poco carbonato de calcio). Por lo tanto, el núcleo sedimentario de Amarillo se basa únicamente en amebas testadas, identificándose seis especies. *Arcella discoides* es la especie con la mayor abundancia relativa (41%). La segunda más abundante se identificó como *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* (25%). La especie menos abundante es *Arcella megastoma* (0.14%).

Las amebas testadas *Centropyxis aculeata* var. *aculeata*, *Arcella discoides* y *Diffflugia oblonga* var. *oblonga* se registran en la base del núcleo (~4000 años AP). Luego no se registra ninguna especie de ameba testada hasta ~2500 años AP. A ~450 años AP se registra la mayor riqueza (5 especies). *Arcella discoides* presenta un recambio importante con *Centropyxis aculeata* var. *discoides* a ~680 años AP. De igual forma, *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* se registra en bajas abundancias cuando aumenta *Diffflugia corona*.

Cuadro 7.4. Especies identificadas.

AMEBAS TESTADAS	Familia Arcellidae <i>Arcella discoides</i> (Ehrenberg, 1834) <i>Arcella megastoma</i> (Penard, 1920)
	Familia Centropyxidae <i>Centropyxis aculeata</i> var. <i>aculeata</i> (Ehrenberg, 1838) <i>Centropyxis aculeata</i> var. <i>discoides</i> (Penard, 1902)
	Familia Difflogiidae <i>Diffflugia corona</i> (Wallich, 1864) <i>Diffflugia oblonga</i> var. <i>oblonga</i> (Ehrenberg, 1838)

(Deflandre, 1928; Adl, 2005).

La descripción de las preferencias ecológicas actuales y el potencial paleoecológico más importantes de cada una de las especies identificadas se describe en el cuadro A en la sección de anexos.

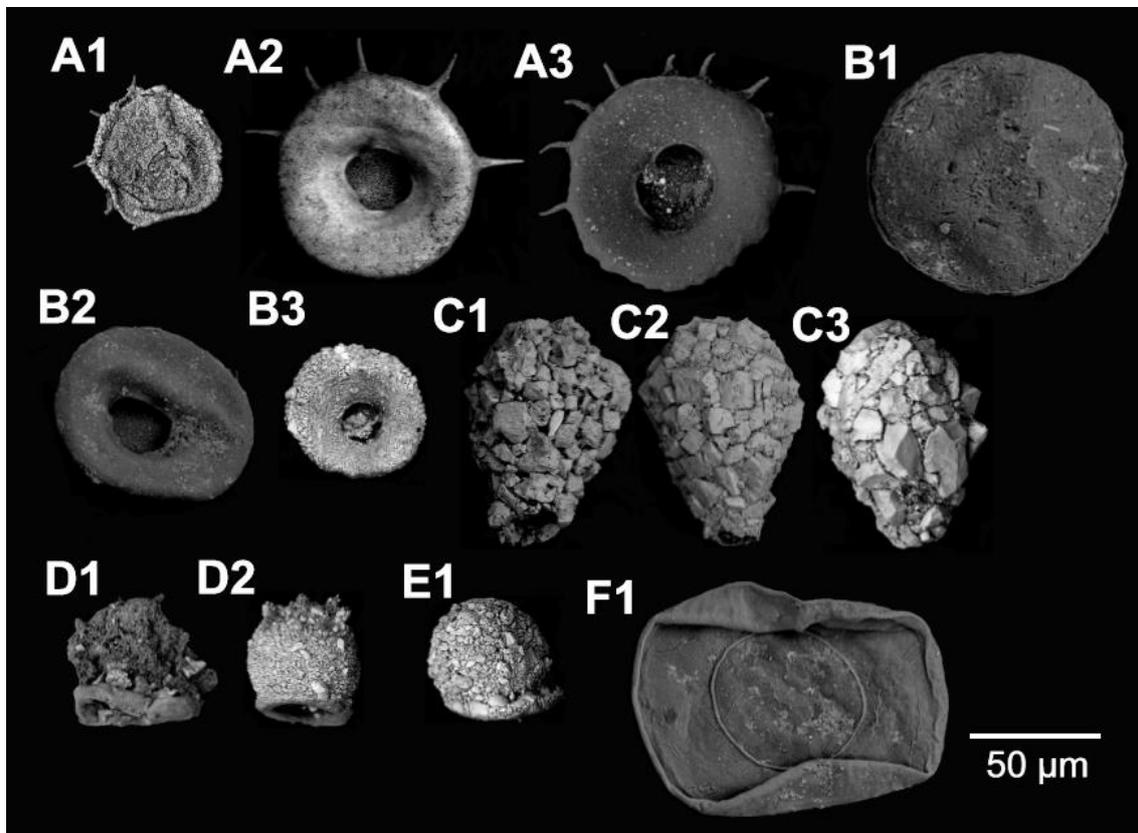


Figura 7.4.1. Lámina MEB de amebas testadas fósiles en lago Amarillo. A1 – A3. *Centropyxis aculeata* var. *aculeata*; B1. *Centropyxis aculeata* var. *discoides* vista dorsal. B2 –B3. *Centropyxis aculeata* var. *discoides*. C1 – C3. *Diffflugia oblonga* var. *oblonga*. D1 – D2. *Diffflugia corona*. E1. *Centropyxis gibba*. F1. *Arcella megastoma*.

Las zonas definidas en la figura 7.4.2, con base en el DCA estratigráfico (figura 7.5.B explicado en la siguiente sección), se caracterizan de la siguiente manera:

Zona I (~4000 – 2501 años AP): tres especies de amebas testadas se registraron en la base del registro sedimentario. *Arcella discooides* es la ameba testada más abundante, seguida de *Diffflugia oblonga* var. *oblonga* y *Centropyxis aculeata* var. *aculeata*.

Zona II (~2500 – 2201 años AP): *Diffflugia corona* se registra por primera vez a ~2300 años AP, cuando *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* aumenta y *Arcella discooides* no se registra. *Diffflugia oblonga* var. *oblonga* no se registra.

Zona III (~2200 – 1301 años AP): *Arcella discooides* aumenta su abundancia y se registra de nuevo *Diffflugia oblonga* var. *oblonga*.

Zona IV (~1300 – 901 años AP): *Centropyxis aculeata* var. *aculeata*, *Arcella discooides*, *Diffflugia corona* y *Diffflugia oblonga* var. *oblonga* mantienen sus abundancias.

Zona V (~900 – 401 años AP): *Arcella discooides* aumenta cuando *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* no está presente. La especie *Centropyxis aculeata* var. *discooides* se registra por primera vez a ~600 años AP y *Arcella megastoma* a ~450 años AP. *Diffflugia oblonga* var. *oblonga* mantiene sus abundancias con períodos en los que no se registra.

Zona VI (401 años al presente): *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* aumenta su abundancia hacia el presente. *Arcella discooides* aumenta cuando *Centropyxis aculeata* var. *discooides* disminuye. *Diffflugia corona* y *Diffflugia oblonga* var. *oblonga* son muy poco abundantes al inicio del registro. *Arcella megastoma* se registra hasta ~250 años AP.

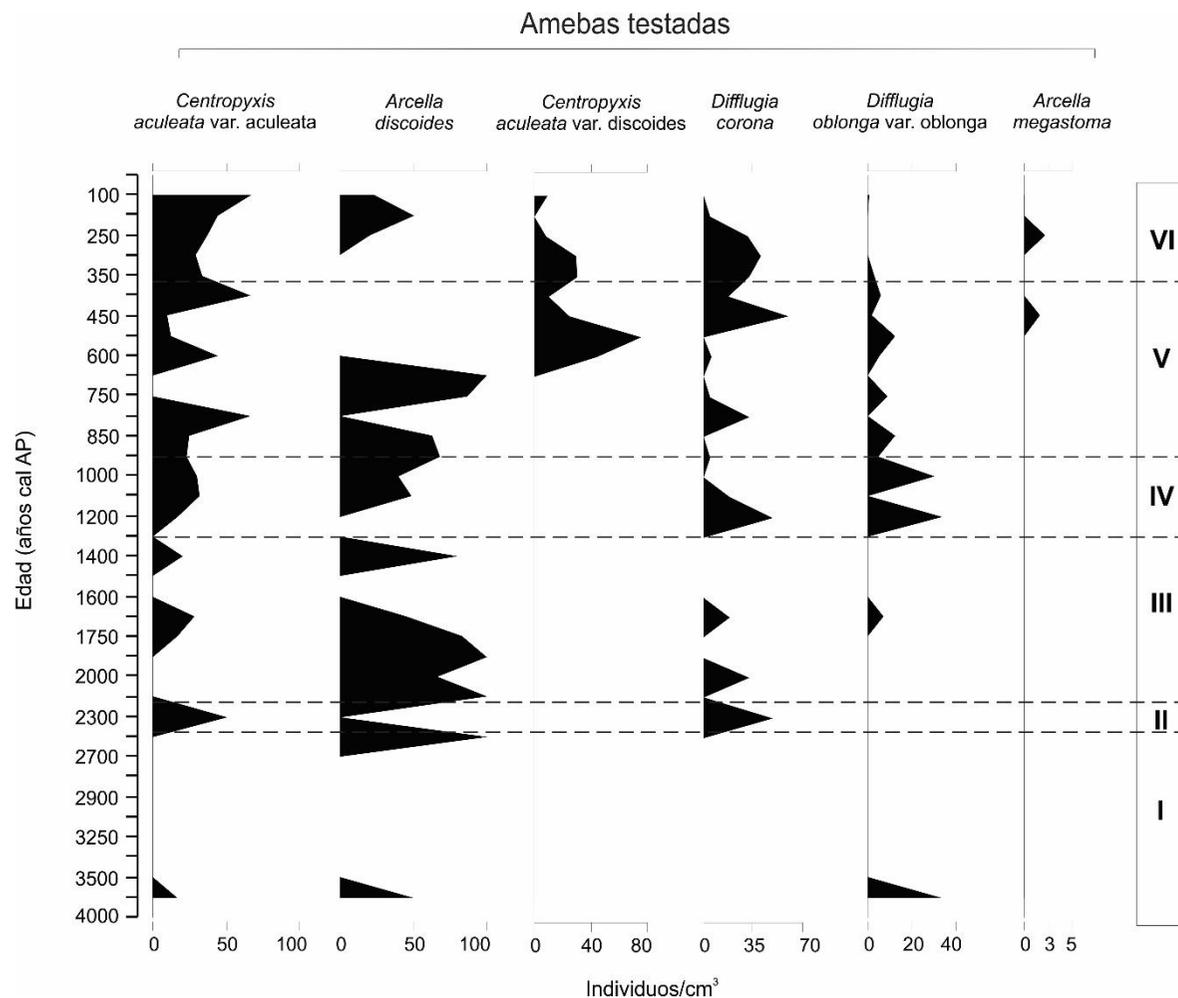


Figura 7.4.2. Abundancias de paleobioindicadores acuáticos del registro sedimentario del lago Amarillo. Se representan las abundancias relativas de 6 especies de amebas testadas, el único grupo de paleobioindicadores que se preservó en los sedimentos. Las amebas testadas se registraron en todo el núcleo sedimentario que corresponde a ~4000 años AP. La mayor riqueza (5 especies) se registró a ~450 años AP y la mayor abundancia a lo largo del núcleo corresponde a *Arcella discoides*. La menos abundante es *Arcella megastoma*. Las zonas marcadas con líneas discontinuas (I – VI) se definieron con base en el DCA estratigráfico de la figura 6.8.A (b) y 6.8.B (b).

7.5 ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIA SIN TENDENCIA (DCA)

La ordenación de especies en la figura 6.8.A (a) muestra a *Diffflugia corona* y *Arcella megastoma* con puntajes positivos de desviaciones estándar (SD) en el eje 1 y 2. *Arcella discooides* y *Centropyxis aculeata* var. *discooides* se ordenan de forma opuesta a lo largo del eje 1. Mientras *Diffflugia oblonga* var. *oblonga* y *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* están en los opuestos del eje 2. En general, todas las muestras se distribuyen a lo largo de toda la ordenación. El DCA estratigráfico (b) demuestra que la ordenación de las especies en el eje 1 y 2 tiene una tendencia similar. A través del conocimiento previo que se tiene de la ecología de las especies de amebas testadas (cuadro 6.3.2), se asocia la ordenación de las especies como una respuesta a cambios en la conductividad (eje 1) y el nivel trófico (eje 2) del lago.

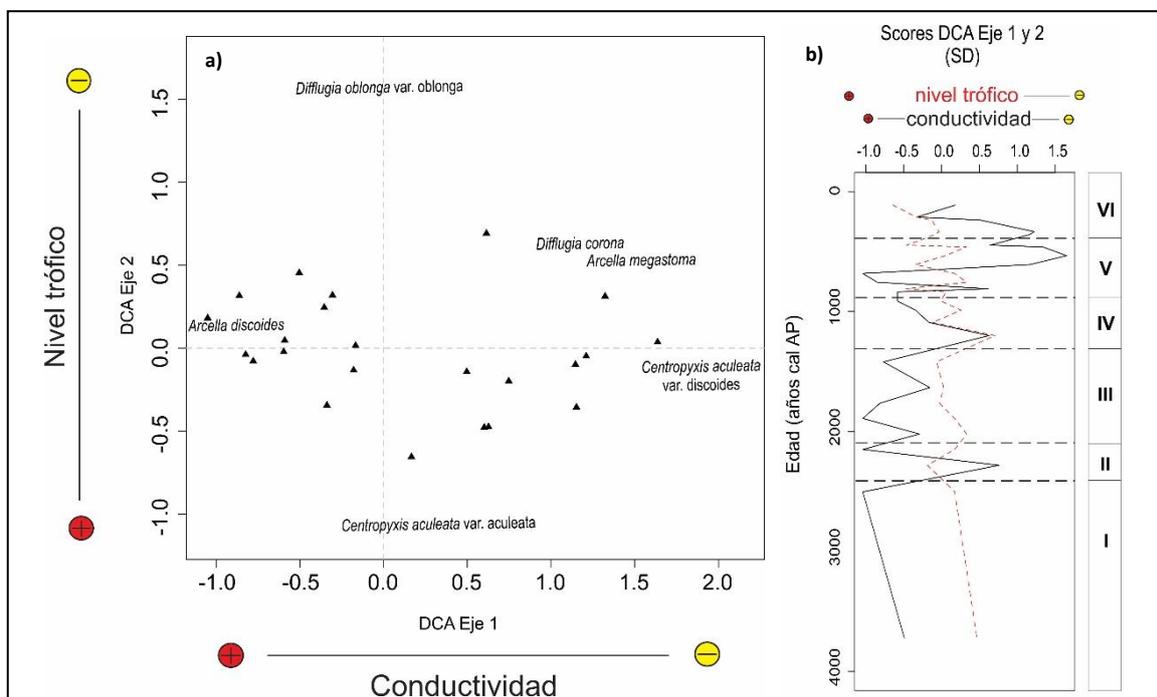


Figura 7.5.A Análisis de Correspondencia sin Tendencia (DCA por sus siglas en inglés) para amebas testadas del lago Amarillo. a) Ordenación de especies y muestras (triángulos) dados en desviaciones estándar (SD) con base en cambios en la conductividad (eje 1) y nivel trófico (eje 2). b) DCA estratigráfico. Los ejes 1 (línea negra continua) y 2 (línea roja discontinua) de los puntajes de las especies a lo largo del tiempo poseen una tendencia similar. Los puntajes se representan hasta ~3720 años AP que es la base del núcleo sedimentario. Las líneas horizontales discontinuas marcan 6 zonas (I–VI) con base a cambios en los puntajes de las especies.

En cuanto al cambio ecológico (figura 6.8.B) las variaciones que se registran por debajo de 1.5 desviación estándar ($SD < 1.5$) se considera como episodios de estabilidad. Y lo que está por arriba ($SD > 1.5$), episodios de inestabilidad. Un cambio ecológico de ~ 1.5 indica un período donde la comunidad cambió en un 50%, como se observa poco antes de los ~ 1000 años AP, llegando hasta 2.5 SD.

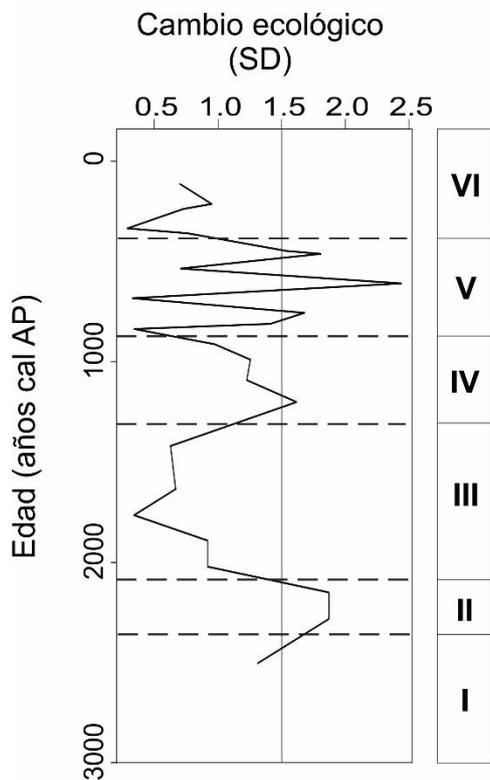


Figura 7.5.B. Cambio ecológico en el lago Amarillo. Puntajes en desviaciones estándar (SD) de las distancias entre muestras en términos de cambio ecológico con base en la ordenación del DCA para amebas testadas (figura 6.8.A.), identificándose las mismas 6 zonas (I – VI).

CAPÍTULO 8. DISCUSIÓN

8.1. LIMNOLOGÍA Y GEOQUÍMICA DE DOS LAGOS KÁRSTICOS EN TIERRAS BAJAS Y MEDIAS

A pesar de que los lagos Petén Itzá y Amarillo se encuentran en la misma plataforma kárstica, presentan una gran diferencia en cuanto a profundidad, química del agua y temperatura superficial. Así como era de esperarse, los lagos poseen altas concentraciones de bicarbonatos, calcio, magnesio y sulfatos, como también pH neutro a alcalino (Cohuo *et al.*, 2017). El lago Amarillo se caracteriza por altas concentraciones de bicarbonatos y magnesio (cuadro 7.2), mientras que el lago Petén Itzá se caracteriza por sulfatos, bicarbonatos y calcio (cuadro 6.2). El lago Petén Itzá, presenta también conductividades mayores en comparación con el lago Amarillo. Las altas concentraciones de iones pueden explicarse debido a altas tasas de evaporación y a las mayores temperaturas en las tierras bajas (Pérez *et al.*, 2013). Se sugiere que un aumento de calcio podría estar relacionado con una reducción en el flujo de agua hacia el espacio subterráneo, lo que también conduce a un mayor nivel del lago. Sin embargo, también puede reflejar el depósito de evaporitas en la región de Petén (Basterrechea, 1988).

Aun cuando el lago Petén Itzá posee una gran extensión y profundidad (~160 m), la extracción de la secuencia sedimentaria en una zona poco profunda (~11.5 m) es más sensible a cambios en el nivel del lago. La sedimentación en este núcleo no fue constante ya que se registra un hiato entre ~7,000 y ~1,300 años AP. Estas características reflejan cambios en la energía de deposición del sedimento, así como condiciones climáticas e hidrológicas asociadas a momentos de menor humedad (Perry y Taylor, 2006). Se discutirá a cerca de este fenómeno con más detalle en la sección 8.3.A de este capítulo. Por otra parte, un sistema poco profundo y pequeño como lo es el lago Amarillo (~ 9 m) es más productivo que un lago de mayores dimensiones como Petén Itzá (Cole, 1983), concordando con los cambios aquí registrados en la concentración de oxígeno y temperatura entre la superficie y el fondo (cuadro 7.2), así como el registro de horizontes claros de material orgánico a lo largo del paquete sedimentario (figura 7.1).

Estas características de productividad del lago y transporte de material controlan la geoquímica de los sedimentos (Davies *et al.*, 2015). Las señales predominantes en estos dos registros son Ti y Ca, debido a las características kársticas de la zona. Tanto para el lago Petén Itzá (figura 6.3) como para el lago Amarillo (figura 7.3), existe una variación directa entre el Fe y Ti, permitiendo inferir condiciones de mayor humedad ya

que los dos elementos están asociados con entrada de material terrígeno al lago por procesos de erosión debido a escorrentías ocasionadas por un aumento en la precipitación (Davies *et al.*, 2015). A pesar de que se considera al Fe como un indicador de precipitación, este también podría indicar condiciones de anoxia relacionado con bajos niveles de los lagos, estratificación térmica y condiciones de mezcla de la columna de agua (Davies *et al.*, 2015). En los dos registros también se observa una respuesta co-variante entre el Sr y el Ca, indicando condiciones secas donde los niveles de los lagos decrecen, llevando a una deposición de carbonato de calcio (CaCO₃).

8.2 RESPUESTA DE LAS ESPECIES DE PALEOBIOINDICADORES ACUÁTICOS AL AMBIENTE

En el lago Amarillo el único grupo identificado fueron las amebas testadas, mientras que en Petén Itzá se registraron amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos. La fauna registrada en este estudio (17 especies en total) refleja la heterogeneidad de la región, observándose diferentes ensamblajes ecológicos a lo largo del Holoceno.

- 8.2.1 AMEBAS TESTADAS

La fauna de amebas testadas en los dos lagos kársticos es pobre en términos de número de especies y diversidad, expresándose como bajos conteos de especies y variedades. Este tipo de ensamblajes se ha descrito en otros lagos y es atribuido a diferentes condiciones ambientales, por ejemplo: agua salobre, aguas con pH ácido, tipo de sustrato y contaminación antropogénica. Las especies de amebas como *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* y *C. gibba*, son conocidas por ser oportunistas y capaces de sobrevivir en ambientes hostiles (Patterson *et al.*, 1996), y han sido reportadas en ambientes con salinidades mayores a 5‰ (Decloitre, 1953) y en transiciones de ambientes marinos a agua dulce (Roe y Patterson, 2014). Sin embargo, ni el lago Amarillo ni Petén Itzá registran condiciones de alta salinidad, ni altos valores del ion Na⁺. A pesar de esto, la condición kárstica de los lagos (Bauer-Gottwein, *et al.*, 2011) provee a éstos de altas conductividades, como se observa en Petén Itzá (>500 µs/cm). A diferencia de lo encontrado en otros estudios, donde se asocia un aumento de salinidad con una mayor dominancia de *C. aculeata* var. *discoidea* con respecto a *C. aculeata* var. *aculeata* (van Hengstum *et al.*, 2008), en nuestro estudio se observa una dominancia de *C. aculeata* var. *aculeata*.

Arcella discoidea es una especie importante en el ensamblaje del lago Amarillo. Esta especie es común en sitios pantanosos en el sur de Florida (Collins *et al.*, 1990), muy

bien adaptada a los pH bajos de estos sitios. Sin embargo, Centropyxidae, también presente en el ensamble, no tolera valores de pH <5.5 (Patterson *et al.*, 1996). Por lo que la abundancia de las dos variedades de *Centropyxis aculeata* indican que el pH no es un factor de control en este lago, lo cual podemos corroborar con las mediciones de pH en superficie y fondo del lago (≥ 7.7). Sin embargo, es posible que a lo largo del Holoceno sí hayan existido variaciones en el pH, aunque no tan bajos como 5.5 debido a las propiedades kárstica de la región. *Centropyxis aculeata* está muy relacionada con contaminación por metales pesados (Neville *et al.*, 2010). Sin embargo, los análisis geoquímicos no detectaron ningún rastro de estos elementos. Específicamente, en el lago Amarillo la presencia de algas verdes y dinoflagelados (com. personal Gabriela Vázquez Hurtado), la hipoxia del lago en el fondo y la turbidez (disco de secchi 0.5 m) es indicativo de procesos de eutrofización. La presencia de *Diffflugia oblonga* corrobora esta idea, pues es una de las especies que se encuentra en sitios con alto contenido de materia orgánica (Collins *et al.*, 1990). La presencia de *D. corona* se asocia a un lago rodeado de vegetación y por lo tanto una región de mayor humedad (Booth y Sullivan, 2007), concordando con el registro en el lago Amarillo. La baja diversidad y dominancia de *Centropyxis aculeata* y *Arcella discooides* es indicadora de un ambiente estresante. Estudios cualitativos reportan ensamblajes similares en Brasil (Green, 1975) y Nigeria (Green, 1963), sugiriendo que este tipo de fauna tiene una amplia distribución y que es característica de lagos tropicales. La dominancia de arcelidos y centropyxidos con la escasez de difflugidos en los dos lagos puede estar relacionada con el tipo de sustrato. Las especies de *Diffflugia* requieren minerales para la construcción de sus testas y debido a la predominancia de materia orgánica en los lagos, es normal encontrarlas en bajas abundancias (Haman, 1990).

Es interesante resaltar la diferencia del tamaño y abundancia de las amebas testadas registradas en los dos lagos. Se ha reportado en otros estudios que un sedimento arenoso favorece la presencia de amebas testadas más pequeñas (Roe y Patterson, 2014), así como lo vemos en el lago Amarillo. En cuanto a la diversidad, la mayor abundancia de especies igualmente se refiere al lago Amarillo. Esto podría corresponder a ensamblajes alóctonos, explicados por las diferentes conexiones subterráneas con los lagos y ríos adyacentes. Además, de la gran disponibilidad de alimento, que hace que no exista competencia entre especies favoreciendo el desarrollo de todas ellas.

De esta manera, nuestros datos sugieren que debido al impacto en productividad causado por la estratificación, la fauna béntica de amebas testadas puede verse seriamente afectada en los lagos mono y oligomícticos.

- 8.2.2 OSTRÁCODOS

Los ostrácodos se registraron únicamente en el lago Petén Itzá. Estudios previos han identificado a este grupo en la deglaciación y el LMG (Pérez, 2012); por lo que, la información obtenida aquí es nueva y completa el registro para el Holoceno.

Cypridopsis vidua, *Paracythereis opesta* y *Pseudocandona antillana* son las especies constantes a lo largo de todo el núcleo sedimentario, lo que las identifica como especies altamente tolerantes a cambios en la conductividad y niveles del lago. *Paracythereis opesta* y *Physocypria globula* fueron especies dominantes durante la deglaciación (Pérez *et al.*, 2010). Es importante resaltar que otros estudios basados en análisis taxonómicos, moleculares y biogeográficos (Cohuo *et al.*, 2017), han determinado que *P. globula* es sinonimia de *Cypria petenensis*, por lo que la especie que se encuentra distribuída en el lago Petén Itzá corresponde a *C. petenensis*. Esta especie se registra actualmente en el lago Petén Itzá (Echeverría-Galindo, 2016) y está altamente distribuída en toda la región de la Península de Yucatán, por lo que no es una especie restringida al norte de Guatemala como se sugería anteriormente (Ferguson *et al.*, 1964). De esta manera, *C. petenensis* se identifica como una especie altamente tolerante a cambios en la química del lago. En nuestro estudio reportamos *C. petenensis* únicamente al final del Holoceno en bajas abundancias (<25). *C. petenensis* se encuentra durante la deglaciación y luego vuelve a registrarse hasta el Holoceno tardío. Este hallazgo sugiere una preferencia de *C. petenensis* por condiciones de mayores conductividades (Echeverría-Galindo, 2016), lo cual concuerda con el ambiente del lago durante los dos períodos anteriormente mencionados.

La presencia de *Pseudocandona antillana* y *Darwinula stevensoni* indica condiciones relativamente medias a altas del lago. No se encontraron en la deglaciación, pero sí están en la fauna actual y en este registro, lo que indica que los niveles del lago subieron y las condiciones climáticas fueron favorables para su reproducción y crecimiento. La predominancia de B:NB sugiere altos niveles del lago, implicando condiciones relativamente húmedas a lo largo de todo el Holoceno. Así como se registra durante el LMG, donde hay predominancia de ostrácodos bentónicos (B) como consecuencia de temperaturas bajas y altos niveles del lago (Pérez *et al.*, 2011). Nuestros resultados concuerdan con lo reportado previamente para *P. opesta* durante la deglaciación, donde las altas abundancias se asocian a niveles bajos del lago (<23 m) (Pérez *et al.*, 2011) y altas conductividades (Echeverría-Galindo, 2016) como se

observa en la zona II (figura 6.4.2). Esto concuerda con los bajos valores de Ca y Ti (figura 6.3) que sugieren condiciones relativamente secas.

Cytheridella illosvayi no se ha registrado durante el Último Máximo Glacial ni en la deglaciación (Pérez, 2010). Sin embargo, es una especie altamente abundante en el sedimento moderno y que registramos abundante durante el Holoceno medio y tardío en este estudio. Otros trabajos reportan esta especie en sedimentos del Holoceno en la Península de Yucatán (Curtis *et al.*, 1996; Hodell *et al.* 2007). Este registro sedimentario permite corroborar el hecho de que *C. illosvayi* colonizó el lago (~12,600 años AP) hasta finalizar el Younger Dryas (~12,700 años AP), concidiendo con otros registros que reportan un cambio a condiciones cálidas y/o húmedas (Escobar *et al.*, 2012). Durante ~9500 a 11800 años AP (zona II) esta especie no se registró, por lo que se infieren cambios en la precipitación, ocasionando un clima seco.

- 8.2.3 GASTERÓPODOS

El núcleo sedimentario de Petén Itzá contiene una gran cantidad de carbonatos, lo que explica la abundancia de los gasterópodos encontrados. *Tryonia exigua* es el gasterópodo dominante durante el Holoceno temprano (11.7 – 8.2 ka AP) (zona II), lo que permite inferir un ambiente de aguas someras con altas conductividades (Mueller *et al.*, 2009; Covich, 1976). Otro estudio asocia esta especie a sitios donde el substrato es suave en un lago de gran extensión con tapetes de vegetación presente a lo largo de los márgenes, donde el agua está relativamente estancada y la profundidad es <20cm (Shanahan *et al.*, 2005). Esto concuerda con nuestro estudio, un lago grande y un núcleo sedimentario extraído en una zona litoral. Sin embargo, no existe información publicada de la historia de vida ni de las tasas de crecimiento de *Tryonia* sp., así que las relativamente bajas abundancias registradas en este estudio dificultan evaluar con precisión la historia de vida durante el Holoceno.

El género *Cochliopina* sp. es el más abundante. La mala preservación de las conchas y su estadio juvenil no permitió tener una mejor certeza taxonómica. Sin embargo, se considera que alrededor de 6 especies pudieran estar incluidas en el conteo de este género (com. personal Dra. Edna Naranjo), por lo que es recomendable llevar a cabo una calibración de la fauna actual de gasterópodos para asegurar la identificación hasta nivel de especie y definir de mejor manera su ecología y aumentar la robustez en este y estudios posteriores. Sin embargo, la presencia de *Cochliopina* sp. a lo largo del núcleo de Petén Itzá se asocia a cambios en la conductividad y profundidad del nivel del lago (Dunning *et al.*, 1998). Generalmente, este género se encuentra en

ambientes de aguas profundas y permanentes (Bradbury, Forester y Covich, 1990). A pesar, de que nuestros resultados no permiten describir los cambios en los niveles del lago ni conductividad de forma más precisa; sí podemos asegurar que el lago Petén Itzá se encontró a lo largo de todo el Holoceno en condiciones relativamente estables y permanentes de humedad. A diferencia del período de la deglaciación donde se reconstruyen conductividades bastante más altas que durante el Último Máximo Glacial, indicando condiciones mayores de evaporación/precipitación (E/P) (Pérez *et al.*, 2011), nuestro registro indica que el Holoceno se caracterizó por un balance positivo de E/P.

8.3 HISTORIA PALEOAMBIENTAL DURANTE EL FIN DEL PLEISTOCENO Y HOLOCENO DE LOS LAGOS KÁRSTICOS DE TIERRAS BAJAS Y MEDIAS

La presencia de sedimento en los dos cuerpos lacustres desde ~13000 años AP y ~4000 años AP en Petén Itzá y Amarillo, respectivamente, indican que el clima fue suficientemente húmedo para que ambas cuencas mantuvieran un cuerpo lacustre. Diferentes estudios han reportado que los lagos de la Península de Yucatán, como Chichancanab (Hodell *et al.*, 1995), Cobá (Whitmore *et al.*, 1996) y San José Chulchaca (Leyden *et al.*, 1996), se llenaron al tiempo que el lago Petén Itzá aumentó sus niveles de agua (~9000 años ¹⁴C AP). Es posible que este incremento se explique debido al aumento de humedad y de niveles del mar, lo cual aumentó el agua dulce de los acuíferos en estas regiones kársticas (Watts y Hansen, 1994). Esto no aplica para el lago Amarillo ya que el nivel del mar no influye en sitios de altura media. Debido a las mayores dimensiones del lago Petén Itzá este tardó en llenarse. Registros palinológicos demuestran que la vegetación de bosque tropical, así como la conocemos ahora, se estableció en el Holoceno temprano (11.7 – 8.2 ka AP) (Rosenmeier *et al.*, 2002), infiriéndose condiciones húmedas para sostener a esa comunidad. Esta densa vegetación pudo promover altas tasas de evapotranspiración y el almacenamiento de humedad en el suelo (Rosenmeier *et al.*, 2002) reduciendo el escurrimiento del agua lluvia hacia el lago, lo cual se observa con bajos valores de T_i , concordando con un llenado lento de la cuenca.

A. LAGO PETÉN ITZÁ

El registro sedimentario de 2.8 m del lago Petén Itzá permite dar información acerca de las condiciones ambientales de secciones del Holoceno, los últimos ~13000 años AP (Walker *et al.*, 2012). Sin embargo, la tasa de sedimentación no fue constante, registrándose un hiato que abarca desde ~7000 a ~1300 años AP, reflejando así la dinámica del lago y sus procesos de remoción de material particulado (Ramírez y Noreña, 2001). El hiato que se registra puede deberse a un período de sequía, donde bajó tanto el nivel del agua que ya no permitió la sedimentación de partículas en el sitio de muestreo, quedando expuesta la orilla a procesos de erosión.

Diferentes modelos de edad de diversos sitios de perforación en el lago Petén Itzá muestran tendencias similares en la tasa de sedimentación a lo largo del tiempo. Antes de la acelerada erosión asociada a la “arcilla maya”, que llevó a una alta tasa de sedimentación (~3 – 1 ka), bajas tasas de sedimentación se reportaron entre ~13 – 6 ka, representando la respuesta tropical del Younger Dryas (Kutterolf *et al.*, 2016). El alto contenido de yeso que se registra en nuestro núcleo refleja su localización poco profunda ya que un bajo nivel del lago favorece la deposición de minerales evaporativos (Mueller *et al.*, 2009) a diferencia de otros núcleos de Petén Itzá que han sido tomados a mayor profundidad y con una localización más central en el lago (hacia el Oeste), donde se registra menos yeso y más arcilla (Kutterolf *et al.*, 2016).

El ensamble de amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos a lo largo del perfil estratigráfico (figura 6.4.2), así como las variaciones de Ti y Ca (figura 6.3) y la aplicación de funciones de transferencia para conductividad y profundidad del lago (figura 6.6.C) permiten identificar cinco períodos, señalados con números romanos. La zonación está determinada a partir de los puntajes del eje 1 del DCA estratigráfico (figura 6.5.B) y la litología del núcleo sedimentario (figura 6.1).

La zona I (~13000 – 11801 años AP) está caracterizada por un ensamble de especies dominadas por ostrácodos y gasterópodos, infiriéndose condiciones cálidas y húmedas (altos niveles del lago) basado principalmente en la alta abundancia de *Cytheridella ilosvayi* y *Cochliopina* sp. Esta zona se reconoce como un período donde se establece la región del lago de donde se extrajo el núcleo sedimentario, concordando con el registro de *Cypridopsis vidua* como indicadora de un ambiente estresante (Pérez *et al.*, 2010).

Durante ~11800 – 9501 años AP (zona II), el ensamble de especies cambia por completo, observándose el recambio entre *Cochliopina* sp. a *Tryonia exigua*, indicando un ambiente seco con niveles del lago más bajos de agua y conductividades medias. Este período de sequía coincide con el registro de *Pseudocandona antillana* asociada a aguas poco profundas (Pérez *et al.*, 2010). Así como al registro de valores bajos de Ti y altos de Ca. Debido a que es un núcleo sedimentario de una zona poco profunda en el lago, el registro de *Paracythereis opesta* puede ser indicativo de una zona litoral con vegetación circundante. Registros del Holoceno temprano de núcleo somero en el sur de la cuenca de este mismo lago infieren un alto contenido de materia orgánica y una gran concentración de *Botryococcus* (Islebe *et al.*, 1996; Curtis *et al.*, 1998).

En la zona III (~9500 – 7001 años AP) se observa una variabilidad en los puntajes del eje 1 del DCA (figura 6.5.B). Sin embargo, estos se mantienen del lado negativo del eje, lo que permite inferir un período en el que ocurrieron cambios hacia conductividades menores y mayores temperaturas. El aumento en las abundancias de *C. ilosvayi* coincide con la inferencia de un clima más cálido. Además, se reconstruyen niveles bajos del lago, llegando hasta un máximo de 8 m de profundidad, y conductividades mayores a la actual ($>533 \mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$). Algunos estudios registran el abandono de la ocupación maya a partir de ~8000 años AP, lo que coincide con un período de sequía (Hodell *et al.*, 2008). El aumento en los valores registrados de Ca así como los descensos de Ti respaldan la inferencia de un aumento en la precipitación de carbonatos y una mayor entrada de material erosionado de la cuenca, respectivamente. El hecho de registrar por primera vez *Centropyxis aculeata* var. *aculeata* es un indicio que confirma el ambiente estresante de altas temperaturas, bajos niveles del lago y mayor entrada de material erosionado en el que se encontraba el lago.

El origen del hiato (~7000 – 1301 años AP) se explica probablemente por un período seco, donde el nivel lacustre descendió tanto que dejó expuestos los sedimentos a la deflación. Durante este período se han registrado diferentes momentos secos, de bajos niveles del lago y aumentos de erosión (Curtis *et al.*, 1998; Hodell *et al.*, 2001 y Hodell *et al.*, 2007), que concuerdan con los períodos en los que se ha registrado discontinuidades en la historia de la cultura maya (abandono del preclásico, hiato maya, colapso del clásico y el abandono postclásico) (Hodell *et al.*, 2007). Sin embargo, la incertidumbre en la fecha exacta de este hiato y de las imprecisiones cronológicas de otros registros paleoclimáticos y arqueológicos dificultan la correlación de estos eventos climáticos-culturales en este registro. El registro de bajos valores de

Ti y Fe justo antes de identificar el hiato, se interpreta como un momento de baja precipitación, infiriéndose aumentos en la erosión. Por lo que, la baja profundidad de donde se extrajo este núcleo respalda el hecho de que el impacto climático-cultural se ve reflejado de forma más directa y rápida en zonas litorales del lago. El registro de las mismas especies después del hiato podría explicarse como la fauna que se mantuvo en el lago durante este periodo y que recolonizó esta zona cuando la humedad fue mayor y aumentó de nuevo el nivel lacustre.

A los ~1300 años al presente (zona IV) el lago registra un nivel trófico alto inferido a partir del recambio entre las amebas testadas *Centropyxis gibba* y *C. aculeata* var. *aculeata*. Este período la ocupación moderna es muy diferente comparado con todo lo anteriormente registrado en el núcleo. Sin embargo, el nivel del lago hacia el final del registro tiende a subir, mientras que la conductividad disminuye. Los valores de Ti y Ca se mantienen cercanos a la media, infiriéndose condiciones de humedad medias.

Los valores tan altos reconstruídos de conductividad en las zonas III y V ($>533 \mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$, valor actual) concuerdan con los valores altos esperados, pues durante la deglaciación ocurrió una precipitación significativa de yeso, al igual que se observa en la base del núcleo sedimentario. Estudios anteriores, sugieren que el análisis de una secuencia sedimentaria obtenida en una zona poco profunda, donde las especies litorales son más abundantes permitiría reconstruir conductividades mayores (Pérez *et al.*, 2011), así como muestran nuestros resultados. En cuanto a la reconstrucción de profundidad, estudios sísmicos previos han mostrado que el lago ha presentado variaciones amplias en cuanto al nivel del lago (Anselmetti *et al.*, 2006). Por ejemplo, existe evidencia donde el lago era ~56 m más bajo que el presente durante el último período glacial, lo cual equivale a una reducción del 87% del volumen del lago (Hodell *et al.*, 2008). Por lo tanto, es posible reconstruir valores altos de profundidad. Sin embargo, la mayoría de los valores reconstruidos aquí (>0) reflejan la condición de baja profundidad de donde se extrajo el núcleo, infiriéndose que ese sitio siempre ha sido una zona litoral.

B. LAGO AMARILLO

El registro sedimentario de 3.6 m del lago Amarillo permite dar más detalle de las condiciones ambientales de los últimos ~4000 años AP, identificado como el Holoceno tardío (Walker *et al.*, 2012). El hecho de tener una tasa de sedimentación alta (1 cm = ~ 10 años, 1mm/año) en este caso concuerda con un lago pequeño, cerrado y poco perturbado (Ramírez y Noreña, 2001) lo que permite inferir cambios en la conductividad y el nivel trófico del lago.

El ensamble de amebas testadas a lo largo del perfil estratigráfico permite identificar seis períodos, señalados con números romanos, que se caracterizan por condiciones ambientales relativamente homogéneas (figura 7.4.1). Esta zonación está determinada a partir de los puntajes del eje 1 del DCA estratigráfico (figura 7.5.A) y la litología del núcleo sedimentario (figura 7.1).

La zona I (~4000 – 2301 años AP) está caracterizada al inicio por un ensamble de especies dominada por *A. discoides* y *D. oblonga* var. *oblonga*, las cuales permiten inferir condiciones de un ambiente somero, con alta conductividad y un lago temporalmente asociado a la entrada de ríos. Estas características podrían esperarse al momento de la formación de este lago, con un mayor flujo en la entrada de corrientes adyacentes desde el lago Nahá, que se encuentra a menos de 10 m de distancia (CONANP, 2006). Luego el registro de las amebas testadas desaparece, infiriéndose un ambiente seco y de baja humedad. Posiblemente, donde la alta concentración de materia orgánica y la poca disponibilidad de alimento no permiten el desarrollo de amebas testadas (Collins *et al.*, 1990). Los datos geoquímicos apoyan esta idea, pues la variación del Ti y Ca indican condiciones secas, valores bajos y altos, respectivamente. Esto se ve reflejado también en el registro de Ti de la cuenca Cariaco en Venezuela (Peterson y Haug, 2006). Es posible que esta condición seca esté asociada a una vegetación abierta por ocupación humana (Curtis, 1998; Mueller *et al.*, 2009), causando mayor erosión durante un clima regional más húmedo (Anselmetti *et al.*, 2007).

Durante ~2300 – 2201 años AP (zona II), el ensamble de especies cambia por completo, registrándose por primera vez *C. aculeata* var. *aculeata* y *D. corona*. Estas especies son conocidas por su tolerancia a pH ácidos a básicos, altas temperaturas y preferencia por ambientes someros con vegetación presente (Escobar *et al.*, 2008), lo que las caracteriza como las especies pioneras en la colonización de este lago. Por lo tanto, esta zona podría representar un estadio temprano de la formación del lago o su

recuperación luego de un período de sequía total. La geoquímica señala condiciones húmedas (valores altos de Ti y Fe y bajos de Ca).

En la zona III (~2200 – 1301 años AP) se observa una variabilidad en los puntajes del eje 1 del DCA (figura 7.5.A). Sin embargo, estos se mantienen del lado negativo del eje, lo que permite inferir un período en el que ocurrieron cambios en la conductividad. Los resultados sugieren un lago que pasa a un estado de mayor eutrofismo caracterizado principalmente por la alta abundancia de *A. discoides* (Escobar *et al.*, 2008).

A los ~1300 – 801 años AP (zona IV), las especies del género *Diffflugia* aumentan su abundancia, al igual que *C. aculeata* var. *aculeata*. La tendencia hacia valores negativos en el DCA (figura 7.5.A) indican condiciones positivas hacia el aumento del nivel trófico y conductividad del lago.

El período entre ~800 – 401 años AP (zona V) se identifica como un momento de inestabilidad, donde de nuevo ocurren cambios en la conductividad. La tendencia final es hacia una conductividad baja, considerándose un período de alta humedad, con los niveles del lago más altos registrados a lo largo del núcleo. La comunidad biológica de amebas testadas sustenta estas inferencias. *Arcella discoides* es la especie dominante al inicio de este período. A partir de ~600 años AP se observa un recambio entre *A. discoides* y *C. aculeata* var. *discoides*. Las dos son indicadoras de ambientes extremos, donde hay cambios en el estado trófico. Mientras que *A. discoides* es indicadora de altas conductividades al inicio de este período, *C. aculeata* var. *discoides* está muy relacionada con un sustrato más orgánico (Haman, 1990).

Finalmente, hacia el presente (~400 años al presente años, zona VI), la conductividad tiende a disminuir, asociado a una menor precipitación de carbonatos, y un nivel trófico mayor, reflejado en valores más altos de Fe (figura 7.3). Por lo que se infieren condiciones hacia mayor humedad, pero no tanto como en el período anterior.

8.4 COMPARACIÓN DE REGISTROS SEDIMENTARIOS EN UN CONTEXTO AMBIENTAL Y CLIMÁTICO REGIONAL

La localización Neotropical de los lagos Petén Itzá y Amarillo en el gradiente altitudinal en el que se encuentran, los convierte en lagos de gran interés. Las variaciones detectadas en estos dos registros sedimentarios están controladas por diferentes forzadores climáticos (Hodell *et al.*, 2012; Grauel *et al.*, 2016) que también se han observado en otros estudios realizados en la Península de Yucatán y Centroamérica, así como en la cuenca Cariaco. El registro sedimentario colectado del lago Petén Itzá abarca el final del Younger Dryas y el Holoceno (~11.7 ka AP), mientras que el del lago Amarillo únicamente el Holoceno tardío (~4.2 ka AP) (Walker *et al.*, 2012).

- HOLOCENO TEMPRANO (11.7 – 8.2 ka AP)

En el lago Petén Itzá la terminación del Younger Dryas (~11.5 ka AP) no se registró en un cambio litológico. Sin embargo, a partir de información polínica y las propiedades del sedimento se sugiere que hubo una precipitación de yeso hasta el final del período Preboreal (~10.3 ka AP) (Escobar *et al.*, 2012). En la cuenca Cariaco y en Groenlandia, el final del Younger Dryas (11490 ±70 años AP) coincidió con un cambio abrupto en condiciones más cálidas y húmedas que iban acompañadas de un cambio de pastizal árido a bosque húmedo (Haug *et al.*, 2001; NGRIP, 2004; Hodell *et al.*, 2008). En nuestro registro, el final del Younger Dryas se observa a ~13,000 años AP y se identifica por la gran abundancia de *C. ilosvayi* la cual está asociada a ambientes cálidos. El registro previo de condiciones más cálidos y húmedas puede indicar que sitios menos profundos, litorales, como es el caso del sitio de donde se extrajo esta secuencia sedimentaria, son más sensibles y responden más rápido a variaciones en el clima. Resultados de isótopos de oxígeno de Petén Itzá coinciden con indicadores hidrológicos de la cuenca Cariaco, donde el Ti y Fe incrementan sus concentraciones, infiriéndose condiciones húmedas (altos niveles del lago, Pérez *et al.*, 2011) como consecuencia de la posición más hacia el norte de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (Hodell *et al.*, 1991). Diferentes estudios indican que la alteración en la dirección del agua dulce entre el Atlántico norte y el golfo de México puede explicar algunas de las transiciones climáticas que registramos en Petén Itzá (Escobar *et al.*, 2012). Condiciones similares se reportan para el lago Cobá y Chichancanab, en las tierras bajas de la Península de Yucatán (Carrillo-Bastos *et al.*, 2010) y en el lago Ocotlito, en las tierras medias de la Selva Lacandona, Chiapas, México (Díaz *et al.*, 2017). Los datos presentados en este estudio coinciden con otros registros del lago Petén Itzá que corresponden a sitios más profundos, así como con las condiciones

húmedas que se reportan en los lagos Salpetén y Quexil, al norte de Guatemala (Carrillo-Bastos *et al.*, 2010).

- **HOLOCENO MEDIO (8.2 – 4.2 ka AP)**

La laguna Tamarindito (16°28'N, 90°13'W) en El Petén, Guatemala registra dos períodos significativos de bajos niveles del lago entre 6,500 y 4,900 años AP (Dunning *et al.*, 1998). En la Península de Yucatán también registra un período (6500 - 4700 años cal AP) donde disminuye la vegetación boscosa, infiriéndose condiciones de menor precipitación (Carrillo-Bastos *et al.*, 2010). Esto concuerda con lo registrado en el lago Ocotolito de la Selva Lacandona, donde se infieren condiciones secas entre ~6,000 – 4,000 años AP y fluctuaciones en la precipitación regional (Díaz *et al.*, 2017). Esto soporta la idea del período seco que se infiere a partir del hiato en la secuencia sedimentaria de Petén Itzá. En el lago Tzib, al sureste de México (Quintana Roo), a ~5000 años cal AP se registran valores bajos del isótopo de oxígeno medido en conchas del gasterópodo *Pyrgophorus* sp., además del decremento de vegetación asociada a un ambiente perturbado, sugiriendo un incremento en la precipitación (Carrillo-Bastos *et al.*, 2010).

- **HOLOCENO TARDÍO (4.2 ka – al presente)**

Durante los últimos ~4000 años AP se registran decrementos e incrementos en la insolación de verano e invierno, respectivamente (Berger y Loutre, 1991). Las lluvias de verano están directamente asociadas a la insolación de verano dado por una posición estacional más al norte de la Zona de Convergencia Intertropical, la cual está asociado a la disminución total de precipitación anual en el norte del neotrópico (Hodell *et al.*, 1995; Haug *et al.*, 2001). Períodos secos se han reportado para la Península de Yucatán desde ~4500 – 3000 años AP, con un registro particular de una sequía a ~3500 años AP, sugiriendo que estas condiciones fueron de naturaleza regional (Mueller *et al.*, 2009; Carrillo-Bastos *et al.*, 2010). Otros estudios, en zonas de latitudes bajas en el norte del neotrópico (Belice, Petenxil y Quexil en El Petén, Guatemala) y en Centro América (Yojoa, Honduras y varios lagos en Panamá) sugieren que esta sequía tuvo alcance hemisférico (Dunning *et al.*, 1998; Curtis *et al.*, 1999; Tedesco y Thunell, 2003). Estos eventos secos en todas las zonas estuvieron acompañados de un aumento en la erosión, confirmado por los datos geoquímicos. De igual forma, estudios palinológicos en la Península de Yucatán reportan una vegetación regional abierta y una gran cantidad de arcilla inorgánica en los sedimentos, característica de sitios perturbados (Curtis, 1998; Anselmetti *et al.*, 2007; Mueller *et al.*, 2009). El aumento de las condiciones húmedas regionales alrededor de ~3000 años AP

posiblemente causó mayor erosión e ingreso de material orgánico a las cuencas. La cuenca de Cariaco registra un decremento de la humedad para el norte del neotrópico a los ~3400 años cal AP (Haug *et al.*, 2001) concordando con nuestros hallazgos para los dos lagos en tierras bajas y medias. Estos periodos secos de mayor erosión y disminución en la humedad se han registrado a lo largo de la Península de Yucatán y se asocian al abandono maya (Carillo-Bastos *et al.*, 2010). En Petén Itzá y Amarillo también se registran periodos secos durante el Holoceno tardío y posiblemente estén asociados a la actividad maya y su colapso, infiriéndolo a partir de la disminución en la abundancia de los taxones de amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos (figuras 6.4.2 y 7.4.1), así como aumentos en los valores de Ti que se registran en los dos núcleos sedimentarios (figuras 6.3 y 7.3). Por ejemplo, a los ~1200 años cal AP se registra en la cuenca Cariaco un período seco que se asocia al final del período Clásico (Carillo-Bastos *et al.*, 2010). En los lagos de Petén Itzá y Amarillo, se registra este período seco, concordando con otras inferencias paleoclimáticas que se han realizado para el norte de la Península de Yucatán (Hodell *et al.*, 2007) y Selva Lacandona (Domínguez-Vásquez e Islebe, 2008). El lago Ocotolito, en las tierras medias de la Selva Lacandona, registró una tendencia a un clima más seco basado en valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (Díaz *et al.*, 2017). Sin embargo, los datos reportados para el lago Lacandón (Vázquez *et al.*, 2016) y la tendencia general para el lago Ocotolito (Díaz *et al.*, 2017), infieren condiciones de mayor humedad. Dicha condición climática, puede explicarse por una intensificación en la actividad de El Niño (Moy *et al.*, 2002). A pesar, de que el lago Amarillo (830 m snm) y Lacandón (810 m snm) se encuentran relativamente cerca, las características de precipitación orográfica, nubosidad y cubierta boscosa alrededor de cada lago son diferentes, así como la influencia que puede tener el río Nahá en cada uno de ellos. El lago Amarillo se vio favorecido en la recolonización de sus comunidades faunísticas hasta los ~2600 años AP, coincidiendo con las condiciones relativamente húmedas que se han reportado en la Península de Yucatán (Curtis y Hodell, 1996; Mueller *et al.*, 2009; Carrillo-Bastos *et al.*, 2013). Todas estas fluctuaciones que se han registrado en los niveles de los lagos también pueden asociarse al incremento de la insolación durante la estación seca, que por la advección del vapor de agua y la precipitación orográfica, causa lluvias en invierno y primavera (Vázquez-Molina *et al.*, 2016). Se ha sugerido que los lagos de altura media son más sensibles a cambios en el balance entre evaporación y precipitación. Sin embargo, podría reflejar simplemente una diferencia en la sensibilidad de los lagos, determinada por factores como el porcentaje de volumen de agua perdido en la evaporación de cada año (Brenner *et al.*, 2003).

Finalmente, diferentes estudios han detectado durante el Holoceno los conocidos ciclos de Bond (Bond *et al.*, 2001), los que se explican por descargas de hielo provenientes del Atlántico norte, que al liberar agua fría causan una disminución en la circulación del giro del Atlántico, trayendo condiciones secas a la Península de Yucatán (Hodell *et al.*, 2008; Correa-Metrio *et al.*, 2012). Estos episodios secos han sido reportados al sur de México (Bernal *et al.*, 2011) y en las tierras medias de la Selva Lacandona (Vázquez-Molina *et al.*, 2016; Cisneros, 2017). En los dos registros se observan estos ciclos como momentos en los que las abundancias de los organismos disminuyen significativamente o no se encuentra registro de ellos. El lago Petén Itzá registra los ciclos de Bond 8 (~11600 años AP), 7 (~10200 años AP), 6 (~9600 años AP), 5 (~8200 años AP), 1 (~1300 años AP) y 0 (~400 años AP) (Bond *et al.*, 2001). Mientras que el lago Amarillo registra los ciclos 2 (~3000), 1 y 0 (Bond *et al.*, 2001).

A pesar del registro de estos episodios secos, la posición de la Zona de Convergencia Intertropical, el incremento en la insolación durante la estación seca, mayor actividad de El Niño, así como factores orográficos y otros propios de cada lago como su geomorfología, mantuvieron en general la humedad durante el Holoceno en los lagos Petén Itzá y Amarillo, favoreciendo el desarrollo de la fauna registrada (Haug *et al.*, 2001). Las disimilitudes entre los eventos secos que se registran en las tierras bajas de Petén y tierras medias de la Selva Lacandona, así como los reportados para la Península de Yucatán y la cuenca Cariaco puede ser el reflejo de incertidumbres en las cronologías. Sin embargo, también podría deberse a un retraso en la respuesta de los lagos debido a propiedades intrínsecas de cada uno de ellos.

CAPÍTULO 9. CONCLUSIONES

Los registros sedimentarios del lago Petén en Guatemala y de la Selva Lacandona en México proveen información de la variabilidad ambiental y climática regional durante el Holoceno. La evidencia multi proxy (biológica y análisis de elementos mayores) sugiere cuerpos de agua en transición de estados mesotróficos y eutróficos a lo largo del tiempo. Las fluctuaciones en los ensamblajes y composición de especies de múltiples paleobioindicadores acuáticos (amebas testadas, ostrácodos y gasterópodos) permiten una reconstrucción más robusta, donde cada grupo sugiere variaciones en los niveles tróficos, conductividad y niveles de los lagos. De igual forma, el análisis de elementos mayores aporta información acerca de la variabilidad climática por medio de procesos erosivos y de mayor humedad asociados a períodos de mayor intensidad en la actividad de El Niño y/o descargas de agua dulce provenientes del Atlántico norte. Hacia el final del Holoceno (~1000 años), las tierras bajas y medias en el norte del neotrópico muestran una tendencia similar en el balance de precipitación/evaporación, observándose niveles medios de los lagos, con una tendencia hacia ambientes secos. Sin embargo, es importante considerar que los dos cuerpos de agua forman parte de selvas húmedas tropicales que se encuentran rodeadas por montañas, por lo que su respuesta a las condiciones secas regionales no es tan abrupta. El hecho de considerar lagos que se encuentran a lo largo de un gradiente altitudinal permite identificar aquellas diferencias climáticas a las que están sometidos cada uno de ellos y cómo estos responden a dicha variabilidad. Los cuerpos de agua más grandes, como el lago Petén Itzá, son más estables y por lo tanto la respuesta de los paleobioindicadores es más tenue y no se observan cambios abruptos en períodos cortos. Sin embargo, la extracción de un núcleo sedimentario en un sitio poco profundo y cercano a la zona litoral permite identificar cambios asociados al balance de precipitación/evaporación que difícilmente se registrarían en una zona de extracción más profunda, p. ej. la identificación de un hiato. Así, los lagos pequeños como Amarillo tienen una mayor sensibilidad a los cambios que ocurren en los niveles tróficos y del balance hídrico. De esta manera, nuestros registros resaltan la complejidad en la respuesta ante la evolución ambiental en áreas tropicales, donde el clima es el resultado de diferentes factores que convergen y cambian a través del tiempo y espacio. Finalmente, la evidencia fósil presentada permite resaltar la importancia que tiene el conservar estos sitios, pues han brindado refugio a diferentes especies en períodos de inestabilidad climática.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adl, S. Simpson, A., Farmer, M., Andersen, R., Anderson, R., Barta, J., Bowser, S. et al., (2005). The new higher level classification of Eukaryotes with emphasis on the taxonomy of Protists. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 52(5): 399-451.
- Albaréde, F. (2003). *Geochemistry: An Introduction*. Cambridge University Press.
- Alcocer, D. (1995). Análisis holístico de la comunidad de macroinvertebrados bentónicos litorales de seis lagos-cráter con un gradiente de salinidad. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Alvez G., Lansac-Toha F., Velho F., Joko L. y Costa C. (2007). New records of testate lobose amoebae (Protozoa, Arcellinida) for the Upper Paraná River floodplain. *Acta Limnol. Bras.*, 19(2):175-195.
- Amesbury, M., Mallon, G., Charman, D., Hughes, P., Booth, R., Daley, T. y Garneau, M. (2013). Statistical testing of a new testate amoeb-based transfer function for water-table depth reconstruction on ombrotrophic peatlands in north-eastern Canada and Maine, United States. *Journal of Quaternary Science*, 28(1): 27-39.
- Anselmetti, F., Ariztegui, D., Hodell, D., Hillesheim, M., Brenner, M., Gilli, A., McKenzie, J., Mueller, A. (2006). Late Quaternary climate-induced lake level variations in Lake Petén Itzá, Guatemala, inferred from seismic stratigraphic analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 230:52-69.
- Anselmetti, F., Hodell, D., Ariztegui, D., Brenner, M., Rosenmeier, M. (2007). Quantification of soil erosion rates related to ancient Maya deforestation. *Geology*, 35:915-918.
- Basterrechea, M. (1988). Limnología del Lago Petén Itzá, Guatemala. *Revista de Biología Tropical*, 36:123-127.
- Battarbee, R. (2000). Paleolimnological approaches to climate change, with special regard to the biological record. *Quaternary Science Reviews* 19: 107-124.
- Bauer-Gottwein, P., Gondwe, B., Charvet, G., Marín, L., Rebolledo, M., y Merediz, G. (2011). Review: The Yucatán Peninsula karst aquifer, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 19b: 507-524.
- Berger, A. y Loutre, M. (1991). Insolation values for the climate of the last 10 million of years. *Quaternary Science Reviews*, 10:297-317.
- Bernal, J., Lachniet, M., McCulloch, T., Mortimer, G., Morales, P. y Cienfuegos, E. (2011). A speleothem record of Holocene climate variability from southwestern Mexico. *Quaternary Research*, 75:104-113.
- Beta Analytic. (2017). Datación por radiocarbono. Recuperado de: <https://www.radiocarbon.com/espanol/sobre-carbono-datacion.htm>
- Beta Analytic. (2017). Calibración de los resultados de la datación por Carbono 14. Recuperado de: <https://www.radiocarbon.com/espanol/calendario-calibracion-carbono-datacion.htm>
- Betancur, J. (2014). Acercamiento a los estudios realizados con microfósiles en Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*. 73-79.
- Blaauw, M. y Christen, J. (2011). *Manual Bacon*. Universidad de Belfast, UK, 22:11.
- Bobrov, A. y Mazei, Y. (2004). Morphological variability of testate amoebae (Rhizopoda: Testacealobosea: Testaceafilosea) in Natural Population. *Acta Protozool.*, 43:133-146.

- Boës, X., Rydberg, J., Martinez-Cortizas, A., Bindler, R., Renberg, I. (2011). Evaluation of conservative lithogenic elements (Ti, Zr, Al, and Rb) to study antropogenic element enrichments in lake sediments. *J Paleolimnol*, 46: 75-87.
- Booth, R. (2008). Testate amoebae as proxies for mean anual water-table depth in Sphagnum-dominated peatlands of North America. *Journal of Quaternary Science*, 23(1):43-57.
- Booth, R. y Sullivan, M. (2007). Testate amoebae as paleohydrological proxies in peatlands. A workshop focused on testa amoeba identification, ecology, and their use in paleoenvironmental reconstruction. Lehigh University, 1-35.
- Bond, G., Kromer, B., Beer, J., Muscheler, R., Evans, M., Showers, W. et al., (2001). Persistent solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. *Science*, 294:2130-2136.
- Boyle, J. (2001). Inorganic geochemical methods in palaeolimnology. In Last WM, Smol JP (eds) *Tracking environmental change using lake sediments: physical and geochemical methods*, vol 2. Kluwer, Dordrecht, 83–141.
- Bradbury, J. (1997). Source of glacial moisture in Mesoamerica. *Quaternary International*, 43/44:97-110.
- Bradbury, J., Forester, R. y Covich, A. (1990). Paleolimnology of laguna de Cocos, Albion Island, Rio Hondo, Belize, in Mary D. Pohl, ed. *Ancient Maya Wetland Agriculture: Excavations on Albiom Island, Belize*. Boulder, CO: Westview Press, 119-154.
- Brandon, B. (1998). An environmental tolerance index for ostracodes as indicators physical and chemical factors in aquatic habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 148:51-63.
- Brenner, M., Rosenmeier, M., Hodell, D. & Curtis, J. (2002). Paleoclima de la región Maya: síntesis del conocimiento basado en registros paleolimnológicos. México. Universidad Autónoma de Campeche. *Los Investigadores de la Cultura Maya*, 10(1):248-261.
- Bush, M., Correa-Metrio, A., Hodell, D., Brenner, M., Anselmetti, F., Ariztegui, D. et al. (2009). Re-evaluation of climate change in lowland Central America during the Last Glacial Maximum using new sediment cores from Lake Petén Itzá, Guatemala. In Vimeux, F., Sylvestre, F., Khodri, M. 8Eds.). *Past Climate Variability from the Last Glacial Maximum to the Holocene in South America and Surrounding Regions: Developments in Paleoenvironmental Research*. Springer-Verlag, 113-129.
- Caballero, M., Valadez, F. y Rodríguez, A. (2013). Paleolimnología: cómo descifrar la historia de los lagos y su entorno a partir del estudio de sus sedimentos. *Paleontología Mexicana*. (3):1.
- Carneiro, M., Reis, E., Lansac-Toha, F., Fatooreto, L. y Yoshio, C. (2016). An annotated checklist of the *Arcella* (Arcellidae) from littoral zone of Paranoá lake-Brazil, with a pictorial key. *Acta Scientiarum. Biological Science*, 38: 229-240.
- Carrillo-Bastos, A., Islebe, G. yTorrescano-Valle, N. (2013). 3800 years of quantitative precipitation reconstruction from the northwest Yucatan Peninsula. *PLoS ONE*, 8:e84333.
- Carrillo-Bastos, A., Islebe, G., Torrescano-Valle, N. y González, N. (2010). Holocene vegetation and climate history of central Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico. *Review of Paleobotany & Palynology*, 160:189-196.
- Cisneros, A. (2017). Reconstrucción paleoambiental basada en el análisis de ostrácodos fósiles del Lago T'zi BaNá en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- Cohuo, S., Macario-González, L., Pérez, L., Schwalb, A. (2017). Overview of Neotropical-Caribbean freshwater ostracode fauna (Crustacea, Ostracoda): identifying áreas of endemism and assessing biogeographical affinities. *Hydrobiología*, 786:6-21.
- Cole, G. 1983. Textbook of Limnology. 3 ed. The CV Mosby Co., Saint Louis.
- Collins, E., McCarthy, F., Medioli, F., Scott, D. y Honig, C. (1990). Biogeographic distribution of modern thecamoebians in a transect along the Eastern northamerican coast. *Paleoecology, Biostratigraphy, Paleoceanography and Taxonomy of Agglutinated Foraminifera*, 783-792.
- CONABIO. (2015). Biodiversidad Mexicana. [En línea]: Recuperado de: <http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/endemicas/endemicas.html>
- CONANP. (2006). Programa de Conservación y manejo Área de Protección de Flora y Fauna Nahá. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México, D.F.
- CONAP. (2015). Reserva de la Biosfera Maya. Plan Maestro. Segunda actualización. Tomo I. Consejo Nacional de Áreas Protegidas. Guatemala. Documento técnico: 20-2016.
- Conroy, J., Overpeck, J., Cole, J., Shanahan, T. y Steinitz-Kannan, M. (2008). Holocene changes in eastern tropical Pacific climate inferred from a Galápagos lake sediment record. *Quaternary Science Reviews*, 27:1166-1180.
- Conservation International. Programa México y América Central. (2004). *Perfil de ecosistema. Región norte del hotspot de biodiversidad de Mesoamérica. Belice, Guatemala, México*. México: Critical Ecosystem Partnership Fund.
- Correa-Metrio, A. Dechnik, Y., Lozano-García, S. y Caballero, M. (2014). Detrended correspondence analysis: A useful tool to quantify ecological changes from fossil data sets. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66(1).
- Correa-Metrio, A. y Bush, M. (2012). The late Quaternary in the Central American lowlands. An 86,000 year long history of regional environmental responded to global climate change. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG, Saarbrücken, Deutschland.
- Corella, J., Brauer, A., Mangii, C., Rull, V., Vegas-Vilarrúbia, T., Morellón, M. (2012). The 1.5 ka varved record of Lake Montcortés (southern Pyrenees, NE Spain). *Quat Res*, 78:323-332.
- Covich, A. (1976). Recent changes in molluscan species diversity of a large tropical lake (Lago de Peten, Guatemala). *Limnology and oceanography*. 21(1): 51-59.
- Curtis, J., Brenner, D. y Hodell, D. (1999). Climate change in the Lake Valencia Basin, Venezuela, ~12600 yr BP to present. *The Holocene*, 9:609-619.
- Curtis, J., Brenner, D., Hodell, D., Balsler, R., Islebe, G. y Hooghiemstra, H. (1998). A multi-proxy study of Holocene environmental change in the Maya lowlands of Peten, Guatemala. *Journal of Paleolimnology*, 19:139-159.
- Curtis, J., Hodell, D. y Brenner, M. (1996). Climate variability on the Yucatan Peninsula (Mexico) during the past 3500 Years, and implications for Maya cultural evolution. *Quaternary Research*, 46: 37-47.
- Dalby, P., Kumar, A., Moore, J. y Patterson, R. (2000). Preliminary survey of Arcellaceans (thecamoebians) as limnological indicators in tropical lake Sentani, Irian Jaya, Indonesia. *Journal of Foraminiferal Research*, 30(2): 135-142.
- Davies, S., Lamb, H. y Roberts, S. (2015). *Micro-XRF Core Scanning in Paleolimnology: Recent Developments*. Springer Science Business Media Dordrecht. W. Croudace, R. G.

- Rothwell (eds.), *Micro-XRF Studies of Sediment Cores, Developments in Paleoenvironmental Research 17*, DOI 10.1007/978-94-017-9849-5_7
- Deckker, P. (1981). Ostracods of athalassic saline lakes. *Salt Lakes*. W. D. Williams. Springer 804 Netherlands, 5: 131-144.
- Decloitre, L. (1953). Recherches sur les Rhizopoda thkcamoebiens d'A.O.E (Suite). *Fame du Lac Tamna (Senegal): Bulletin de l'Institut Franc d'Afrique Noire*, 3 1: 249.
- Deflandre, G. (1928). Le genre *Arcella* Ehrenberg. *Morphologie-Biologie. Essai phylogénétique et systématique*, 153-287.
- Deflandre, G. (1929). Le genre *Centropyxis* Stein. *Nachdruck verboten. Übersetzungsrecht vorbehalten*, 67: 322-375.
- Díaz, K., Pérez, L., Correa-Metrio, A., Franco-Gaviria, J., Echeverría-Galindo, P., Curtis, J. y Brenner, M. (2017). Holocene environmental history of tropical, mid-altitude Lake Ocotlito, México, inferred from ostracodes and non-biological indicators. *The Holocene*: 1-10.
- Dillon, R. (2004). *The ecology of freshwater molluscs*. Cambridge University Pres, 217-230.
- Ditrich, O., Scholz, L., Aguirre-Macedo, L. y Vargas-Vázquez, J. (1997). Larval stages of rematodes from freshwater molluscs of the Yucatan Peninsula, México. *Folia Parasitologica*, 44:109-127.
- Dunning, N., Rue, D., Beach, T., Covich, A. y Traverse, A. (1998). Human-environment interactions in a tropical watershed: the paleocology of laguna Tamarindito, El Petén, Guatemala. *Journal of Field Archaeology*, 25:2, 139-151.
- Echeverría-Galindo, P. (2016). *Ostrácodos (Crustacea: Ostracoda) en lagos kársticos (Montebello, Selva Lacandona y El Petén) en el norte de los Neotrópicos en relación a un gradiente altitudinal: diversidad, distribución y ecología*. Tesis de licenciatura. Guatemala: Escuela de Biología, USAC.
- Escobar, J., Brenner, M., Whitmore, T., Kenney, W. y Curtis, J. (2008). Ecology of testate amoebae (thecamoebians) in subtropical Florida lakes. *J. Paleolimnol* 40:715-731.
- Escobar, J., Hodell, D., Brenner, M., Curtis, J., Gilli, A., Mueller, A. *et al.*, (2012). A ~43-ka record of paleoenvironmental change in the Central American loelands inferred from stable isotopes of lacustrine ostracods. *Quaternary Science Reviews*, 37:92-104.
- Escobar, J., Restrepo, J. y Martínez, J. (2005). La paleolimnología como herramienta para el estudio y manejo de embalses. *Gestión y Ambiente*. Vol 8. No. 2. Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Eugster, H. y Hardie, L., (1978). Lales, chemistry, Geology, physics. In A Lerman, editor. *Saline lakes*. Springer, Berlin.
- Farooqui, A., Kumar, A. y Swindles, G. (2010). Thecamoebian communities as proxies of seasonality in Lake Sadatal in the Ganga-Yamuna Plains of North India. *Paleontología electrónica*, 15(1): 3A, 19
- Ferguson, E., Hutchinson, G. y Goulden, C. (1964). *Cypria petenensis*, a new name for the ostracod *Cypria pelágica*. *Brehm 1932. Postilla*, 80: 1-4.
- Franco-Gaviria, J. (2014). *Dinámicas de la vegetación y el clima del Holoceno en la Selva Lacandona, estado de Chiapas, México*. Tesis de maestría. México: Posgrado en Ciencias de la Tierra, Instituto de Geología, UNAM.

- Gabriel, J., Reinhardt, E., Peros, M., Davidson, D., van Hengstum, P. y Beddows, P. (2009). Paleoenvironmental evolution of Cenote Aktun Ha (Carwash) on the Yucatan Peninsula, México and its response to Holocene sea level rise. *Journal of Paleolimnology*, 42:199-213.
- García-Cubas, A., Escobar, F., Gonzáles, L. y Reguero, M. (1990). Moluscos de la Laguna Mecoacán, Tabasco, México: Sistemática y Ecología. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, 17:309-343.
- GBIF Backbone Taxonomy. (2016). GBIF Secretariat. Checklist Dataset <http://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2017-05-13.
- Grauel, A., Hodell, D. y Bernasconi, S. (2016). Quantitative estimates of tropical temperature change in lowland Central America during the last 42 ka. *Earth and Planetary Science Letters*, 438: 37-46.
- Green, J. (1975). Fresh water ecology in the Mato Grosso, Central Brazil, IV: Associations of Testate Rhizopoda: *Journal of Natural History*, 9: 545-560.
- Green, J. (1963). Zooplankton of the River Sokoto, the Rhizopoda Testacea: *Proceedings of the Zoological Society, London*, 141: 497-514.
- Haberzettl, T., Corbella, H., Fey, M., Janssen, S., Lucke, A., Mayr, C., et al., (2007). Lateglacial and Holocene wet-dry cycles in southern Patagonia: chronology, sedimentology and geochemistry of a lacustrine record from Laguna Potrk Aike, Argentina. *Holocene*, 17:297-310.
- Haman, D. (1990). Living thecamoebid distribution, biotopes and biofacies, in an upper deltaic plain lacustrine subenvironment, Lac des Allemands, Louisiana: *Revista Espanola de Micropaleontologia*, 22: 87-100.
- Haug, G. Hughen, K., Sigman, D., Peterson, L. y Röhl, U. (2001). Southward migration of the Intertropical Convergence Zone through the Holocene. *Science*, 293: 1304-1308.
- Hedges, R. y Van Klinken, G. (1992). A review of current approaches in the pretreatment of bone for radiocarbon dating by AMS. *Radiocarbon*, 34(3):279-291.
- Henderson, P. (1990). Freshwater ostracods: keys and notes for the identification of the species. London: Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association. Universal Book Services/W. Backhuys
- Hershler, R. 2001. Systematics of the North and Central American Aquatic Snail Genus *Tryonia* (Rissooidea: Hydrobiidae). Washington: Smithsonian Institution Press, 612: 1-53.
- Hodell, D., Anselmetti, F., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J., Gilli, A. et al., (2008). An 85-ka record of climate change in lowland Central America. *Quaternary Science Reviews*, 27: 1152-1165.
- Hodell, D., Brenner, M., Curtis, J. y Guilderson, T. (2001). Solar forcing of drought frequency in the Maya lowlands. *Science*, 292: 1367-1370.
- Hodell, D., Brenner, M., Curtis, J., Medina-González, R., Ildefonso-Chan Can, E., Albornaz-Pat, A., y Guilderson, T. (2005). Climate change on the Yucatan Peninsula during the Little Ice Age. *Quaternary Research*, 63(2), 109-121.
- Hodell, D. Curtis, J. y Brenner, M. (2007). Climate and cultural history of the northeastern Yucatan Peninsula, Quintana Roo, Mexico. *Climatic Change*, 83: 215-240.

- Hodell, D. Curtis, J. y Brenner, M. (1995). Possible role of climate in the collapse of Classic Maya civilization. *Nature*, 375: 391-394
- Hodell, D. Curtis, J., Jones, G., Higuera-Gundy, A., Brenner, M., Binford, M., *et al.*, (1991). Reconstruction of Caribbean climate change over the past 10,500 years. *Nature*, 352:790-793.
- Hodell, D., Turchyn, A., Wiseman, C., Escobar, J., Curtis, J., Brenner, M., *et al.* (2012). Late Glacial temperature and precipitation changes in the lowland Neotropics by tandem measurements of $\delta^{18}\text{O}$ in biogenic carbonate and gypsum hydration water. *Geochim. Cosmochim. Acta* 77, 352-368
- INEGI. (1981). Guías para la interpretación cartográfica, edafología. INEGI, México.
- Islebe, G., Hooghiemstra, H., Brenner, M., Curtis, J. y Hodell, D. (1996). A Holocene vegetation history from lowland Guatemala. *The Holocene*, 6: 265-271.
- Jeppesen, E., Leavitt, P., Luc De Meester y Peder, J. (2001). Functional ecology and paleolimnology: using cladoceran remains to reconstruct anthropogenic impact. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 16(4):191-198.
- Kasper, T., Frenzel, P., Haberzetti, T., Schwarz, A., Daut, G., Meschner, S. *et al.* (2013). Interplay between redox conditions and hydrological changes in sediments from lake Nam Co (Tibetan Plateau) during the past 400 cal BP inferred from geochemical and micropaleontological analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 391: 261-171.
- Karanovic, I. (2012). *Recent Freshwater Ostracods*. Londres: Springer.
- Kauffer, F. y Villanueva, C. (2011). *Retos de la gestión de una cuenca construida: la península de Yucatán en México*, volumen (3) N° 2. México: Aqua-LAC pp. 81-91.
- Keppie, D. (2004). *Terranes of Mexico Revisited: A 1.3 billion years odyssey*. México: Instituto Geología, UNAM.
- Keyser, D. (1977). Ecology and zoogeography of recent brackish-water ostracoda (Crustacea) from South-West Florida. Sixth. Intern. Ostracod Symposium, Saalfelden, Salsburg, 207-222.
- Kolb, M. (2013). *Dinámica del uso del suelo y cambio climático en la planeación sistemática para la conservación: un caso de estudio de la cuenca Grijalva- Usumacinta*. Francia: Université Toulouse le Mirail.
- Külköylüoğlu, O. (2004). On the usage of ostracods (Crustacea) as bioindicator species in different aquatic habitats in the Bolu region, Turkey. *Ecological Indicators*, 4: 139-147.
- Kutterolf, S., Schindlbeck, J., Anselmetti, F., Ariztegui, D., Brenner, M., Curtis, J., *et al.* (2016). A 400-ka tephrochronological framework for Central America from Lake Petén Itzá (Guatemala) sediments. *Quaternary Science Review*, 150: 200-220.
- Lea, D., Pak, D. y Spero, H. (2000). Climate impact of late Quaternary equatorial Pacific sea surface temperature variations. *Science*, 289:1719-1724.
- Leyden, B. (1984). Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 81(15):4856-4859.

- Leyden, B., Brenner, M., Hodell, D., Curtis, J. (1993). Lake Pleistocene climate in the Central American lowlands. In: Swart, P., Lohmann, K., McKenzie, J., Savin, S. (Eds.). *Climate in Continental Isotopic Records*. American Geophysical Union, Washington, 165-178.
- Leyden, B., Brenner, M., Hodell, D. y Curtis, J. (1994). Orbital and internal forcing of climate on the Yucatan Peninsula for the past ca. 36 ka. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109: 193-210.
- Leyden, B., Brenner, M., Whitmore, T., Curtis, J., Piperno, D., Dahlin, B. (1996). A record of long-and short-term climatic variation from Northwest Yucatán: Cenote San José Chulchacá. In: Fedick, S. (Ed.). *The Managed Mosaic: Ancient Maya Agriculture and Resource Use*. University of Utah Press, Salt Lake City, 30-50.
- Magaña, V., Amador, J. y Medina, S. (1999). The Midsummer Drought over Mexico and Central America. *Journal of Climate*, 12:1577-1588.
- Matsuda, J., Lansac-Toha, F., Martens, K., Machado, L., Mormul, R. e Higuti, J. (2015). Association of body size and behavior of freshwater ostracods (Crustacea, Ostracoda) with aquatic macrophytes. *Aquat Ecol*, 49:321-331.
- McCrary J., Madsen H., Gonzáles L., Luna I., López L. (2008). Comparison of gastropod mollusc (Apogastropoda: Hydrobiidae) habitats in teo crater lakes in Nicaragua. *Rev. Biol. Trop.*, 56(1):113-120.
- Medina-Elizalde, M., Burns, S., Lea, D., Asmerom, Y., von Gunten, L., Polyak, V., Vuille, M. y Karmalkar, A. (2010). High resolution stalagmite climate record from Yucatan Peninsula spanning the Maya terminal classic period. *Earth and Planetary Science Letters*, 298: 255-262.
- Meisch, C. (2000). *Freshwater Ostracoda of western and central Europe*. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag GmbH.
- Mischke, S., Almogi, R., Ortal, A., Rosenfeld, M., Schwab, J. y Boomer, I. (2010). Quantitative reconstruction of lake conductivity in the Quaternary of the Near East (Israel) using ostracods. *Journal of Paleolimnology* 43: 667-688.
- Mora, C. (1999). *Estructura geológica del Estado de Chiapas*. México: Instituto de Geofísica, UNAM.
- Morán, J., Keppie, D., Martiny, B. y González, E. (2009). Evaluación de la posición del bloque de Chortis con respecto al sur de México durante el Paleógeno: ordenamiento jerárquico de datos y rasgos. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 26(1): 177-188.
- Moy, C., Seltzer, G., Rodbell, D. y Anderson, D. (2002). Variability of El Niño/Southern Oscillation activity at millennial timescales during the Holocene epoch. *Nature*, 420: 162-165.
- Mueller, A., Islebe, G., Hillesheim, M., Grzesik, D., Anselmetti, F. y Ariztegui, D. (2009). Climate drying and associated forest decline in the lowlands of northern Guatemala during the late Holocene. *Quaternary Research* 71: 133-141.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for Conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- North Greenland Ice Core Project members. (2004). High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the Last Interglacial period. *Nature*, 431,147-151.

- Nava, M. y Severeyn, H. (2011). Variaciones morfológicas en la concha del gasterópodo *Pyrgophorus platyrachis* como posible respuesta a factores físico-químicos en el sistema de Maracaibo, Venezuela. *Ecotrópicos*, 24(2):145-163.
- Neville, L., McCarthy, F. y MacKinnon, M. (2010). Seasonal environmental and chemical impact in thecamoebian community composition in an oil sands reclamation wetland in northern Alberta. *Paleontología electrónica*, 13.2.13^a.
- Oliver, G. y Bosworth, W. 1999. Rare, imperiled and recently extinct or extirpated mollusks of Utah: a literature review. *Utah Division of Wildlife Resources*, 99-29: 1-237.
- Padilla-Sánchez, R. (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*, (1):19-42.
- Patterson, T., Barker, T. Y Burbidge, S. (1996). Arcellaceans (thecamoebians) as proxies of arsenic and mercury contamination in northeastern Ontario lakes. *Journal of Foraminiferal Research*, 26(2):172-183.
- Patterson, T., Roe, H. y Swindles, G. (2012). Development of an Arcellacea (testate lobosea amoebae) based transfer function for sedimentary Phosphorus in lakes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 348-349: 32-44.
- Pérez, L. (2010): *Non-marine ostracodes from the Yucatán Peninsula as late Quaternary paleoenvironmental indicators*. (Tesis inédita de doctorado en rec. nat.). Institut für Umweltgeologie, Technische Universität Braunschweig, Braunschweig, Deutschland.
- Pérez, L. Frenze, P., Brenner, M., Escobar, J., Hoelzmann, P., Scharf, B. Y Schwalb, A. (2011). Late Quaternary (24-10 ka BP) environmental history of the Neotropical lowlands inferred from ostracodes in sediments of Lago Petén Itzá, Guatemala. *J Paleolimnol*, 46:59-74.
- Pérez, L. Curtis, J., Brenner, M., Hodell, D., Escobar, J., Lozano, S., Schwalb, A. (2013). Stable isotope values ($\delta^{18}\text{O}$ & $\delta^{13}\text{C}$) of multiple ostracode species in a large Neotropical lake as indicators of past changes in hydrology. *Quaternary Science Reviews*, 66: 96-111.
- Perry, C. y Taylor, K. (2006). *Environmental Sedimentology*. Wiley.
- Peterson, L. y Haug, G. (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*, 231:97-113.
- Playfair, G. (1918). Rhizopods of Sydney and Lismore. *Proc. Linn. Soc. New South Wales*, vol. 42.
- Ramírez, N. (2007). *Programa de conservación y manejo Parque Nacional Lagunas de Montebello. México*: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Ramírez, J. y Noreña, J. (2001). Sedimentation rates behavior of the sestonic material between two climatic periods in an urban shallow lake: El Parque Norte Lago, Medellín (Colombia). *Actual Biol.*, 23 (74): 65-74.
- Roca, J. y Danielopol, D. (1991). Exploration of interstitial habitats by the phytophilous Ostracod *Cypridopsis vidua* (O.F. Müller): experimental evidence. *Annis Limno*, 27 (3): 243-252.
- Roca, J., Baltanas, A. y Uiblein, F. (1993). Adaptive responses in *Cypridopsis vidua* (Crustacea: Ostracoda) to food and shelter offered by a macrophyte (*Chara fragilis*), 262: 127-131.
- Roe, H. y Patterson, T. 2014. Arcellacea (testate amoebae) as bio-indicators of Road Salt contamination in lakes. *Environmental microbiology*, doi:10.1007/s00248-014-0408-3.
- Roldán, G. y Ramírez, J. 2008. *Fundamentos de limnología neotropical*. Colombia: Universidad de Antioquia.

- Romero-Centeno, R., Zavala-Hidalgo, J., Gallegos-James, A. y O.B.J. (2003). Isthmus of Tehuantepec Wind Climatology and ENSO Signal. *Journal of Climate*, *16*:2628-2639.
- Rosenmeier, M., Hodell, D., Brenner, M., Curtis, J., Martin, J., Anselmetti, F. Ariztegui, D. Y Guilderson, T. (2002). Influence of vegetation change on watershed hydrology: implications for paleoclimatic interpretation of lacustrine 18 O records. *Journal of Paleolimnology*, *27*: 117-131.
- Roy, P., Smykatz-Kloss, W., Dinha, R. (2006). Late Holocene geochemical history inferred from Sambahr and Didwana playa sediments, Thar Desert: comparison and synthesis. *Quaternary International*, *144(1)*, 84-98.
- Roy, P., Jonathan, M., Pérez-Cruz, L., Sánchez-Córdova, M. Quiroz-Jiménez, J., Romero, F. (2012). A millennial-scale Late Pleistocene-Holocene paleoclimatic record from the western Chihuahua Desert, Mexico. *Boreas*, *41*:707-718.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México DF.
- Sánchez, A. y Barba, E. (2005). Biodiversidad de Tabasco. En: Bueno J., Álvarez F. y Santiago S. (eds.) *Biodiversidad del estado de Tabasco*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Biología, UNAM.
- Schnitchen, C., Charman, D., Magyari, E., Braun, M., Grigorszky, I., Tóthmérész, B., Molnár, M. y Szántó, Z. (2006). Reconstructing hydrological variability from testate amoebae analysis in Carpathian peatlands. *Journal of Paleolimnology*, *36*:1-17.
- Schnurrenberger, W., Kelts, K., Johnson, T., Share, L. & Ito, E. (2001). National lacustrine core repository (Lac Core). *Journal of Paleolimnology*, *25(11)*: 123-127.
- Schwalb, M., Neumann, F., Litt, T., Negendank, J. & Stein, M. (2004). Holocene paleoecology of the Golan Heights (Near East): investigation of lacustrine sediments from Birkat Ram crater lake. *Quat Sci Rev* *23*: 1723-1731.
- Servicio Meteorológico Nacional (2014). [En línea]: Recuperado de: <http://smn.cna.gob.mx/es/>
- Shanahan, T., Pigati, J., Detman, D. & Quade, J. (2005). Isotopic variability in the aragonite shells of freshwater gastropods living in springs with nearly constant temperature and isotopic composition. *Geochimica et Cosmochimica Acta* *69*, (16): 3949-3966.
- Smith, A. J. y L. D. Delorme. (2010). Ostracoda. In *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, J. Thorp and A. Covich (eds.). Academic Press, Elsevier, UK, 725-771.
- Sonnenburg, E., Boyce, J. y Reinhardt, E. (2013). Multi-proxy lake sediment record of prehistoric (Paleoindian-Archaic) archeological paleoenvironments at Rice Lake, Ontario, Canada. *Quaternary Science Reviews*, *73*:77-92.
- Tedesco, K. y Thunell, R. (2003). High-resolution tropical climate record for the last 6000 years. *Geophysical Research Letters*, *30(17)*:1891.
- Terrence, J. y Johannes, E. (1999). *Field guide to survey and manage freshwater mollusk species*. USFWS Regional Ecosystem Office and the USDI BLM Oregon State Office, Portland, Oregon.
- van Hengstum, P., Reinhardt, E., Beddows, P., Huang, R., & Gabriel, J. (2008). Thecamoebians (Testate amoebae) and foraminifera from three anchialine cenotes in Mexico: low salinity (1.54.5 psu) faunal transitions. *Journal of Foraminiferal Research*. *38*, 305-317.

- van Hengstum, P., Reinhardt, E., Beddows, P., Gabriel, J. (2010). Linkages between Holocene paleoclimate and paleohydrogeology preserved in a Yucatan underwater cave. *Quaternary Science Reviews*, 29: 2788-2798.
- Vásquez, N., Babalola, A., Boudreau, R., Patterson, T., Roe, H. y Doherty, C. (2007). Modern distribution of salt marsh foraminifera and thecamoebians in the Seymour-Belize Inlet Complex, British Columbia, Canada. *Marine Geology*, 242: 39-63.
- Vázquez, Y., Correa-Metrio, A., Zawisza, E. Franco-Gaviria, F., Pérez, L., Romero, F., et al. (2016). Decoupled lake history and regional moisture availability in the middle elevations of tropical Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 33 (3): 355-364.
- Velho, L., Lansac-Toha, F. y Serafim-Junior, M. (1996). Testate Amoebae (Rhizopodea-Sarcodina) from zooplankton of the high Paraná River floodplain, state of Mato Grosso Do Sul, Brazil: I. Families Arcellidae and Centropyxidae. *Stud Neotrop Fauna & Environm.*, 31: 35-50.
- Vermeij, G. y Covich, A. (1978). Coevolution of the freshwaters gastropods and their predators. *The American Naturalist*, 112 (987): 833-843.
- Waliser, D. y Gautier, C. (1993). A saterllite-derived climatology of the ITCZ. *Journal of Climate*. 6:2162-2174.
- Walker, M., Berkelhammer, M., Björck, S. Cwynar, L., Fisher, D., Long, A., *et al.* (2012). Formal subdivision of the Holocene series/epoch: a discussion papper by a working group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary Science*, 27(7):649-659.
- Wang, C. y Lee, S. (2007). Atlantic Warm pool, Carriibbean low-level jet and their potential impact on Atlantic hurricanes. *Geophysical Research Letters*, 34: L02703.
- Wang, C., Enfield, B., Lee, S. y Landsea, C. (2006). Influences of the Atlantic Warm pool on Western Hemisphere summer rainfall and Atlantic hurricanes. *Journal of Climate*, 19: 3011-3028.
- Watts, W. y Hansen, B. (1994). Pre-Holocene and Holocene pollen records of vegetation history from the Forida penninsula and their climatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 109:163-176.
- Whitmore, T., Brenner, M., Curtis, J., Dahlin, B., Leyden, B. (1996). Holocene climatic and human influences on lakes of the Yucatán Peninsula, Mexico: an inderdisciplinary, paleolimnological approach. *The Holocene*, 6(3):273-287.

ANEXOS

CUADRO A. Preferencias ecológicas de los paleobioindicadores identificados en los cuerpos lacustres Petén Itzá y Amarillo

Especies	Preferencias ecológicas	Interpretación paleoecológica	Citas
<i>Arcella discooides</i>	Dependiente del sustrato. Testa autogénica. pH <5.5, no se encuentra a 6.5 – 7.5.	Altas conductividades, pH ácido, ambiente estresante.	Escobar <i>et al.</i> , 2008; Collins <i>et al.</i> , 1990.
<i>Arcella megastoma</i>	En plantas acuáticas sumergidas, sistemas lóticos.	Niveles altos de agua. Ambiente eutrófico.	Deflandre, 1928; Velho <i>et al.</i> , 1996; Carneiro <i>et al.</i> , 2016; Patterson <i>et al.</i> , 2012.
<i>Arcella rotundata</i> var. <i>aplanata</i>	Testa autogénica.	Alto nivel trófico. Ambiente estresante.	Deflandre, 1928; Carneiro <i>et al.</i> , 2016; Dalby <i>et al.</i> , 2000.
<i>Centropyxis gibba</i>	En turberas y musgos. pH: 6.8-7.4; Oxígeno disuelto (%): 79.494.1; Conductividad (ms.cm ⁻¹): 35.5 -41.7. Temperatura 19.7 - 20.0°C.	pH básico.	Alvez <i>et al.</i> , 2007; Deflandre, 1929.
<i>Centropyxis aculeata</i> var. <i>aculeata</i>	En zonas litorales. Prof. 7 – 22 m. Altas temperaturas y baja humedad causan baja diversidad. Oportunista. pH ~7.2. Responde a cambios de salinidad.	Ambiente somero, eutrófico. Salinidad alta. Bajo nivel de oxígeno. pH básico.	Velho <i>et al.</i> , 1996; Amesbury <i>et al.</i> , 2013. Farooqui <i>et al.</i> , 2012; Roe y Patterson, 2014; Escobar <i>et al.</i> , 2008.

<i>Centropyxis aculeata</i> var. <i>discoides</i>	Sistemas lóaticos y léaticos en bajas densidades. De 0 - 25 m prof. Abunda a 25°C y humedad baja. Salinidad 5%. Presente en ambientes contaminados por metales pesados. Oportunista.	Ambiente eutrófico, extremos. Sitios salobres.	Velho <i>et al.</i> , 1996; Deflandre, 1929; Amesbury <i>et al.</i> , 2013; Patterson <i>et al.</i> , 2012; Neville <i>et al.</i> , 2010.
<i>Diffugia oblonga</i> var. <i>oblonga</i>	De 0 - 15 m de profundidad. Ambiente muy húmedo. Asociado a <i>Sphagnum</i> sp. Requiere minerales para su testa. Alta salinidad (56.6‰). Ambiente marginal cuando diversidad es baja.	Ambientes someros. Alta humedad y salinidad. Cuerpo de agua temporalmente abierto. Sedimento suspendido. Ambiente mesotrófico. Asociado a entrada de ríos.	Amesbury <i>et al.</i> , 2013; Bobrov, <i>et al.</i> , 2004; Booth y Sullivan, 2007; Sonnenburg <i>et al.</i> 2013, Vazquez <i>et al.</i> , 2007; Dalby <i>et al.</i> , 2000.
<i>Diffugia corona</i>	Ambiente muy húmedo. Asociado a vegetación. Tolera bajas temperaturas.	Ambientes muy húmedos. pH bajo (ácido).	Booth y Sullivan, 2007.
<i>Cypria petenensis</i>	Nectobéntica. Alta tolerancia a cambios hidroquímicos. pH = 8. Hasta 150 m de profundidad.	Altas conductividades, niveles altos del agua. Ambiente estresante.	Echeverría-Galindo, 2016.
<i>Pseudocandona antillana</i>	Béntica. Tolerante a cambios hidroquímicos. Prefiere aguas someras (<15m).	Altas conductividades, aguas someras, ambiente extremo.	Pérez, 2010; Matsuda <i>et al.</i> , 2015.
<i>Cypridopsis vidua</i>	Nectobéntica. Abundante en zona litoral con vegetación. Tolerante a cambios hidroquímicos. Temperaturas	Aguas no más profundas a 40m. Abundante en ambiente estresante.	Pérez, 2010; Karanovic, 2012; Keyser, 1977; Brandon, 1998; Roca y Danielopol, 1991; Roca <i>et al.</i> ,

	entre 20.2 – 27.6°C. Prefiere sedimento fino a arenoso. Tolera amplios rangos de salinidad.		1993; Matsuda <i>et al.</i> , 2015.
<i>Darwinula stevensoni</i>	Béntica. Se encuentra hasta 15 m de profundidad. Prefiere ambientes con corrientes lentas. Amplio rango de tolerancia a temperatura (10-35°C) y pH bajo (= 6). Salinidad hasta 15‰. Altas concentraciones de oxígeno disuelto (2-14 mg L ⁻¹).	Aguas someras. Baja salinidad.	Pérez, 2010; Deckker, 1981; Kùlköylüoglu y Vinyard, 2000; Meisch, 200; Smith y Delorme, 2010; Keyser, 1977; Matsuda <i>et al.</i> , 2015.
<i>Cytheridella ilosvayi</i>	Béntica. Vive a 10-15 m de profundidad. Sólo en Neotrópicos. En aguas cálidas (>20°C). Colectada hasta 40 m de profundidad.	Aguas cálidas y someras.	Pérez, 2010; Matsuda <i>et al.</i> , 2015.
<i>Paracythereis opesta</i>	Béntica. Abundante en zona litoral con macrófitas. Se encuentra hasta 40 m de profundidad.	Profundidad, desde zona litoral hasta 40m. Marca zona aproximada de termoclina y base de metalimnion.	Pérez, 2010; Matsuda <i>et al.</i> , 2015.
<i>Pyrgophorus coronatus</i>	Prosobranquio. Con concha delgada (smooth shelled = sin cáscara), sensible a tipo de sustrato, parásitos y predadores.	Alta productividad.	Covich, 1976; Nava y Severeyn, 2011; Vermeij y Covich, 1978; García-Cubas, 1990; Ditrich, 1997; Gabriel, 2009.

	Lugares con alta materia orgánica. Agua dulce y salobre. Asociado al alga <i>Chara</i> sp.		
<i>Tryonia exigua</i>	En ambientes con baja materia orgánica y contenido de arcillas (>60% CaCO ₃ , <5% OM, <20% arcilla). Ambientes con alta mineralización, altas a muy altas conductividades. Temperatura entre 22-28°C.	Aguas someras, erosión (deforestación). Altas conductividades.	Mueller <i>et al.</i> , 2009; Covich, 1976; Hershler, 2001; Oliver y Bosworth, 1999.
<i>Cochliopina</i> sp.	Generalmente, este género se encuentra en ambientes de aguas profundas y permanentes.	Bajas conductividad y altos nivel del lago.	Dunning <i>et al.</i> , 1998; Bradbury, Forester y Covich, 1990.

