

CAMBIOS DE VEGETACIÓN DURANTE EL HOLOCENO TARDÍO EN UN MORICHAL DE LOS LLANOS DEL ORINOCO, VENEZUELA

Vegetation changes during the late Holocene in morichal of the Orinoco Llanos, Venezuela

Alejandra V. LEAL¹ y Bibiana A. BILBAO¹

¹Laboratorio de Dinámica de Comunidades y Procesos Ecológicos, Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela. AP 89000
aveleal@yahoo.com, bbilbao@usb.ve

RESUMEN

Se presenta el análisis palinológico de un registro sedimentario de los Llanos de Venezuela, que resume la historia de la vegetación y el fuego durante los últimos 2220 cal. años AP (años calibrados antes del presente). Entre los 2220-1100 cal. años AP se evidencia el desarrollo de un morichal abierto bajo condiciones de humedad similares a las actuales, con un régimen de incendios locales muy frecuentes. Entre 1100 y 320 cal años AP el aumento del polen de plantas acuáticas (*Ludwigia* y *Polygonum*), restos de hongos y algas, y el descenso en la abundancia de *Mauritia flexuosa* sugiere el desarrollo de una laguna somera, con incendios locales menos frecuentes. Desde 320 cal. años AP hasta el presente el aumento de polen de *Mauritia* indica la reducción de la lámina de agua y el desarrollo de un pantano que favoreció el establecimiento de un morichal denso-mixto con abundantes elementos de bosque (*Schefflera*, Moraceae/Urticaceae, *Virola* y Myrtaceae). Registros adicionales son necesarios para realizar correlaciones espacio-temporales y conocer el alcance local o regional de los cambios observados.

Palabras clave: Holoceno, Llanos, *Mauritia*, morichal, Orinoco, paleoecología, paleofuegos, polen

ABSTRACT

A palynological analysis of a sedimentary record from the Venezuelan Llanos is presented that summarizes the history of vegetation and fires during the last 2200 cal. yr BP (calibrated years before the present). Between 2200-1100 cal. yr BP the occurrence of an open morichal under climatic conditions similar to present is inferred, with a very frequent local fires regime. Between 1100-320 cal. yr BP the increase of pollen from aquatic plants (*Ludwigia* and *Polygonum*), fungi and algae remains, and the decrease of *Mauritia* pollen suggest the development of a shallow pool, with less frequent local fires regimes. From 320 cal. yr BP to present the increase of *Mauritia* pollen suggests the reduction in the water-table levels and the development of a swamp that favored the occurrence of a dense mixed-morichal, with a high proportion of forest elements (*Schefflera*, Moraceae/Urticaceae, *Virola* and Myrtaceae). Additional records are needed to allow spatial-temporal correlations and assess major conclusions about the local or regional character of changes described above.

Keywords: Holocene, Llanos, *Mauritia*, morichal, Orinoco, paleoecology, paleofires, pollen

ISSN 0084-5906
Depósito Legal 196902DF68

Recibido: 29/04/2010
Aceptado: 14/04/2011

INTRODUCCIÓN

Los morichales son comunidades dominadas por la palma *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae), también conocida como palma moriche, que se desarrollan en las vegas alledañas a los ríos y lagunas, en sitios saturados de agua durante todo el año. Estas comunidades se consideran lugares propicios para las reconstrucciones paleoecológicas basadas en el análisis de polen, debido a que acumulan grandes cantidades de materia orgánica bajo condiciones de anoxia, favoreciendo la preservación del polen, las esporas y otros restos orgánicos en los sedimentos. Los análisis de polen combinados con las dataciones radiocarbónicas permiten inferir cambios ambientales en el tiempo (Faegri & Iversen 1981; Traverse 2007). También los morichales son sitios potenciales para la reconstrucción de paleoclimas, ya que los cambios en la abundancia del polen de *Mauritia* L.f. se corresponden con cambios en la dinámica hidrológica de su lugar de desarrollo, permitiendo inferir las características del balance hídrico local (Rull 1998). Müller (1959) y Rull (1991) sostienen que la presencia de polen de *Mauritia flexuosa* en sedimentos es una evidencia confiable del desarrollo *in situ* de esta palma, ya que su polen tiene dispersión limitada, y la abundancia de sus granos de polen es directamente proporcional a la abundancia de los individuos vivientes que lo produjeron (Rull 1998). Así, el análisis cuantitativo del registro polínico de *Mauritia* también provee una herramienta para el estudio de los cambios estructurales de estas comunidades en el tiempo.

Los morichales, a pesar de sus potencialidades como sitios propicios para la reconstrucción de la historia del clima y la vegetación, han sido poco estudiados desde el punto de vista paleoecológico en Venezuela. Sólo Rull (1991) y recientemente Montoya *et al.* (2009), analizaron su dinámica en la altiplanicie de la Gran Sabana, donde *Mauritia* se encuentra cerca de su límite altitudinal (*ca.* 1000 m snm). Ningún estudio paleoecológico se había realizado hasta la fecha en los morichales de los Llanos del Orinoco, constituyendo la presente iniciativa el primer aporte al respecto.

En este trabajo se presentan los resultados más relevantes del estudio paleoecológico de la sección superior de una perforación obtenida en un palmar de *Mauritia flexuosa* de los Llanos Orientales de Venezuela, que resume la historia de la vegetación durante el Holoceno Tardío, desde 2220 años calibrados antes del presente (años AP). También se muestran los resultados sobre la lluvia de polen actual en morichales y bosques de pantano de la misma región, a fin de contribuir con la mejor interpretación de los registros del pasado de estos humedales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La localidad de estudio, morichal Mapire (9°33' N, 63°40' O, 80 m snm), se encuentra en el estado Monagas, Llanos Orientales de Venezuela (Fig. 1), y está caracterizada por la presencia de un morichal denso de aproximadamente 3



Fig. 1. Ubicación de la zona de estudio en el estado Monagas, Llanos Orientales de Venezuela.

km de largo, ubicado en una disección de la Mesa de Urica, en un afluente del río Mapirito (caño Mapiritico). En líneas generales la localidad se encuentra en la parte oriental de la región conocida como Llanos del Orinoco, que comprende la formación geológica de edad Terciario Superior-Cuaternario Temprano localizada entre la cordillera de la Costa al norte, los Andes colombo-venezolanos al oeste, y el escudo Guayanés al sur (Huber 1997). En las porciones central y oriental de los Llanos, las mesas representan los elementos topográficos dominantes del paisaje, favoreciendo la heterogeneidad de relieves y de ambientes (González de Juana *et al.* 1980). El paisaje de los Llanos Centrales y Orientales de Venezuela se caracteriza por la presencia de topes de colina y laderas, con suelos bien drenados cubiertos de sabanas, terrazas de ríos inundadas estacionalmente cubiertas con bosques de galería, y depresiones o vegas permanentemente inundadas, donde los palmares de *Mauritia flexuosa* se hacen presentes (González 1987).

El clima en la región se caracteriza por ser isotermal, con 26-27°C de temperatura media anual, y precipitaciones alrededor de los 1225 mm, con una estación de sequía desde noviembre hasta abril donde se produce un marcado déficit hídrico (Colonnello *et al.* 1983). Es importante resaltar que las áreas cubiertas por morichales, incluyendo la localidad morichal Mapire permanecen saturadas de agua durante todo el año, incluso durante la fuerte y prolongada estación de sequía.

La vegetación presente en la zona de estudio son las sabanas dominadas por *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze, con un componente arbóreo de densidad variable, representado por arbustos y árboles de *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth

(Malpighiaceae), *Curatella americana* L. (Dilleniaceae) y *Bowdichia virgiloides* Kunth (Fabaceae), entre otras. Este es el tipo de vegetación dominante en todos los Llanos Orientales de Venezuela (Monasterio & Sarmiento 1970; Silva *et al.* 1971; Montes & San José 1995; Duno *et al.* 2007).

Los palmares dominados por *Mauritia flexuosa* (morichales) se encuentran en los planos aluviales. González (1987) reconoce tres tipos de morichales de acuerdo a la densidad de *M. flexuosa* y a la presencia y abundancia de las especies acompañantes: morichales abiertos, morichales cerrados y bosques de galería mixtos (también llamados bosques de pantano). Los morichales abiertos están constituidos por palmas en baja densidad sobre una matriz gramínea, frecuentemente dominada por especies de la familia Poaceae y por *Ludwigia nervosa* (Pair) H. Hara (Onagraceae). Los morichales cerrados presentan alta densidad de *M. flexuosa* acompañada de varias especies de arbustos y árboles, principalmente *Cecropia* sp. (Cecropiaceae). Los bosques de galería mixtos están formados por individuos dispersos de *M. flexuosa* en una matriz arbórea estacionalmente inundada.

En las riberas aledañas a la zona de estudio, se desarrollan diferentes tipos de bosques de galería dependiendo del régimen de inundación que, de acuerdo a lo reportado por Aristeguieta (1968) y González (1987), son dominados por las siguientes especies: *Bactris guineensis* (L.) H.E. Moore, *Euterpe oleracea* Mart. y *Geonoma maxima* (Poir.) Kunth (Arecaceae), *Schefflera* sp. (Araliaceae), *Jacaranda obtusifolia* Bonpl. (Bignoniaceae), *Protium heptaphyllum* (Aubl.) Marchand (Burseraceae), *Calophyllum brasiliense* Cambess. y *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae), *Amanoa guianensis* Aubl., *Mabea nitida* Spruce ex Benth. y *Sapium aucuparium* Jacq. (Euphorbiaceae), *Cassia moschata* Kunth (Fabaceae), *Casearia decandra* Jacq. (Flacourtiaceae), *Virola surinamensis* (Rol. ex Rottb.) Warb. (Myristicaceae), *Eugenia biflora* (Myrtaceae), *Coccoloba* sp. (Polygonaceae), entre otras.

Toma y procesamiento de las muestras

Se analizó la lluvia de polen actual en suelos superficiales de ocho comunidades de plantas (Tabla 1), tomando muestras de suelo de 0-2 cm de profundidad, y extrayendo y cuantificando los palinomorfos como se describe más adelante para el polen fósil. La selección de estas comunidades se basó en la estructura de la vegetación, desde morichales abiertos con baja densidad de *M. flexuosa* (A3 y AA1), morichales con densidad intermedia (A2), hasta morichales cerrados donde *M. flexuosa* presenta densidad muy elevada (SB y T1), pasando por los bosques de pantano donde esta palma posee densidad intermedia (T2 y A1). También se analizó la lluvia de polen en una comunidad herbácea pantanosa donde los individuos más cercanos de *M. flexuosa* se encontraban a 500 m de distancia (AA2) (Tabla 2); esto se realizó para conocer como la presencia y abundancia del polen de esta palma se relaciona con la estructura de la comunidad que produce la señal polínica, y para saber en qué medida se representa la vegetación regional (sabanas) en estos suelos.

Tabla 1. Ubicación y estructura comunitaria de las localidades escogidas para el análisis de la lluvia de polen actual en suelos.

Muestra	Ubicación	Descripción de la comunidad
SB	9°33' N, 63°40' O (río Mapiritico)	Morichal muy denso con pocos elementos de bosque de galería
T1	9°30' N, 63°40' O (río Tonoro)	Morichal muy denso con muchos elementos de bosque de galería
T2	9°30' N, 63°40' O (río Tonoro)	Bosque de galería (de pantano estacional) con alta densidad de <i>M. flexuosa</i>
A1	9°40' N, 63°38' O (río Amana)	Bosque de galería (de pantano estacional) con alta densidad de <i>M. flexuosa</i>
A2	9°40' N, 63°38' O (río Amana)	Morichal de densidad intermedia con pocos elementos de bosque de galería
AA1	9°33' N, 63°40' O (río Mapiritico)	Morichal abierto
A3	9°37' N, 63°42' O (río Amana)	Morichal abierto
AA2	9°33' N, 63°40' O (río Mapiritico)	Sabana inundada (pantano herbáceo) sin <i>M. flexuosa</i>

Tabla 2. Edades radiocarbónicas por Espectrómetro de Aceleración de Masas (AMS) y edades calibradas. Porcentaje total de carbono orgánico (%C), el $\delta^{13}\text{C}$ ($^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$) y la variación de ^{14}C con respecto a un estándar.

Muestra	Profundidad (cm)	%C	$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$	^{14}C	^{14}C (años AP)	Edad calibrada (años AP)
1	23-27	10,4	22,85	71,2 (4,3)	545 ± 40	540 ± 24
2	63-67	6,4	-20,91-	-169,8 (3,4)-	1.445 ± 35	1.331 ± 38

La reconstrucción paleoecológica fue realizada a partir del análisis palinológico de una perforación de sedimentos tomada en la localidad morichal Mapire, que será llamada morichal Mapire de aquí en adelante, obtenida con un muestreador del tipo vibracore (Lanesky *et al.* 1979; Smith 1984). El núcleo originalmente poseía 150 cm de profundidad, presentándose aquí el análisis de los 75 cm superiores. La sección inferior fue analizada por Leal *et al.* (2011).

La caracterización de textura de los niveles sedimentarios del núcleo Mapire se hizo con el método de Bouyoucos (Casanova 1994); la determinación de carbono orgánico total se realizó por medio de digestiones con una mezcla de ácido sulfúrico y dicromato de potasio, y la estimación de la concentración en cada muestra por medio del uso de una curva de concentración de C orgánico (Anderson & Ingram 1993).

Se determinó la edad relativa de los sedimentos mediante las dataciones radiocarbónicas por AMS (Espectrómetro de Aceleración de Masas, por sus siglas en in-

glés) de dos muestras (Tabla 2). La preparación de estas muestras se realizó en el Stable Isotope Laboratory, University of California (Irvine), y la determinación de las edades en el Center for Accelerator Mass Spectrometry, Lawrence Livermore National Laboratory, Estados Unidos de Norte América. Las edades fueron calibradas con el programa Calib 6.01 y la base de datos IntCal09 (Stuiver & Reimer 2009).

Muestras continuas de 2 cm³ fueron tomadas para el análisis del polen fósil cada 2 cm, y procesadas por métodos estándar de acetólisis, remoción de silicatos y ácidos húmicos (Faegri & Iversen 1981; MacDonald 1996). A cada muestra se le agregó una tableta de *Lycopodium* comercial antes de la preparación para estimar la concentración de polen (Maher 1981).

Las láminas para la identificación y cuantificación de los palinomorfos (polen, esporas y afines) se prepararon en una mezcla de glicerina y gelatina glicerinada y se observaron en el microscopio a 400 y 1000X de aumento. Al menos 300 granos de polen de taxa terrestres fueron contados en cada muestra, excluyendo el polen de plantas acuáticas y helechos, que representan la vegetación azonal. Dentro de la suma de polen de plantas terrestres fueron incluidas las Cyperaceae, pues a pesar de que esta familia posee diversos representantes de hábito acuático, son también un componente importante de la vegetación de sabana. Las esporas de helechos y el polen de plantas acuáticas fueron contabilizados aparte, al igual que los hongos y las algas. Los granos de polen y las esporas fueron identificados hasta familia o género, mediante el uso de atlas y catálogos publicados (Tschudy & Tschudy 1965; Salgado-Labouriau 1986; Herrera & Urrego 1996; Colinvaux *et al.* 1999; Bush & Weng 2007), y por comparación con láminas de referencia elaboradas con material del Herbario Nacional de Venezuela (VEN). Además, sobre las mismas láminas preparadas para el análisis de polen, se realizó el análisis de partículas de carbón en los tamaños a) >200 µm de largo, b) 200-100 µm de largo, c) <100 µm de largo, considerándose las primeras (a y b) indicadoras de eventos de fuego locales y las últimas indicadoras de incendios extra-locales o regionales (Blackford 2000; Asselin & Payette 2005). Se contaron al menos 300 partículas totales lo que, de acuerdo con Finsinger & Tinner (2005), provee estimaciones adecuadas de las concentraciones de estas partículas en sedimentos.

Análisis y presentación de los resultados

Los resultados de los análisis palinológicos son presentados en diagramas de polen, contruidos con PSIMPOLL 4.10, PSCOMB 1.04, software libre (Bennett 2002), donde se observan los porcentajes de cada tipo de polen de plantas terrestres y los porcentajes y concentración de los grupos ecológicos siguientes: 1) árboles, arbustos y lianas del bosque de pantano y morichal, 2) hierbas, arbustos y árboles de las sabanas, 3) plantas acuáticas, 4) helechos, 5) hongos y algas. Por medio de un análisis de agrupamiento (cluster), realizado con el mismo software PSIMPOLL, se obtuvieron las zonas polínicas a lo largo del registro en las cuales se basó la interpretación paleoambiental. Este análisis de cluster fue del

tipo UPGMA constreñido (constrained cluster analysis), y utilizando la distancia euclidiana como medida de similitud.

RESULTADOS

Lluvia de polen

El estudio de la lluvia de polen actual en suelos superficiales permite caracterizar la señal palinológica (tipo y cantidad de granos de polen de cada familia, género o especie), que producen las diversas comunidades de plantas presentes en una localidad en la actualidad (MacDonald 1996), para reconocer luego comunidades similares que se desarrollaron en el pasado, a través del espectro palinológico que éstas dejaron en una secuencia de deposición de sedimentos (Müller 1959; Hofmann 2002). La Fig. 2 muestra el histograma de la lluvia de polen en las ocho comunidades estudiadas. Se observan las comunidades de la Tabla 1 ordenadas de mayor a menor de acuerdo a la abundancia relativa del polen de *Mauritia*, con valores que oscilan entre 8 y 75%, desde los morichales abiertos hasta los morichales cerrados. Así, poseen mayor porcentaje de polen de *Mauritia* los morichales cerrados que los abiertos, y se puede visualizar claramente un gradiente de aumento en la importancia de *Mauritia* desde los morichales abiertos, pasando por los bosques de galería, los morichales de densidad intermedia y aquellos cerrados o muy densos. En el mismo orden de ideas se observa que el porcentaje de polen de *Mauritia* en la muestra AA2 que corresponde a una sabana inundada a 500 m de un morichal es muy bajo, alrededor de 3%. Adicionalmente, la abundancia de *Mauritia* exhibe una relación inversa con el polen de Poaceae, que es más abundante en morichales abiertos (entre 40 y 60%) que en aquellos cerrados (por debajo de 40%). La abundancia de *Mauritia* oscila entre 3 y 40%, hallándose por encima de 30% en morichales densos o cerrados.

En cuanto al componente arbóreo-arbustivo el tipo de polen más abundante fue el Tipo *Schefflera* que fue, como es lógico pensar, más abundante en los bosques de pantano que en los morichales. El suelo proveniente de uno de los bosques de galería (T2) mostró también la mayor diversidad de tipos polínicos provenientes de géneros o familias asociados con sistemas boscosos, incluyendo *Cecropia*, Moraceae/Urticaceae, Melastomataceae, Asteraceae, Rubiaceae y *Protium*.

Es importante mencionar que los árboles y arbustos característicos de las sabanas, como *Byrsonima crassifolia*, estuvieron prácticamente ausentes en las muestras de las comunidades estudiadas, independientemente de que éstos pertenecieran a morichales abiertos o cerrados. Los granos de polen de *Curatella americana* y *Bowdichia virgiliooides* no se observaron, y en el grupo de las leguminosas, tan abundantes en estas sabanas tanto en sus formas herbáceas como leñosas, sólo estuvo representado el género *Mimosa*, con valores inferiores al 1%. Es sabido que estos elementos no se desarrollan en los morichales, pero cabe resaltar que son muy abundantes en las sabanas inmediatamente vecinas a los morichales.

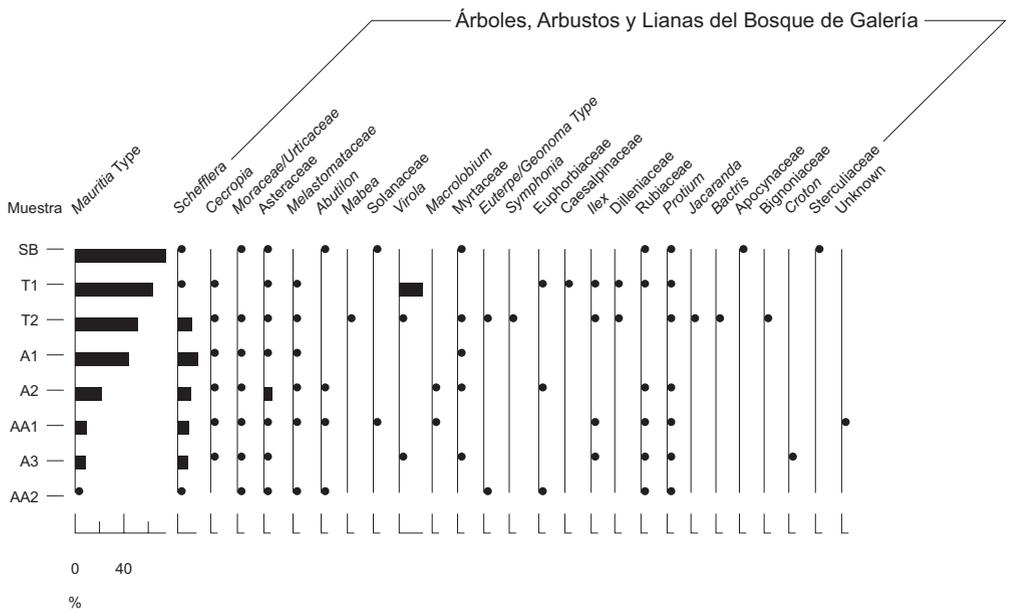


Fig. 2. Diagrama de porcentajes de la lluvia de polen en suelos. Las siglas corresponden a las comunidades resumidas en la Tabla 1. Los puntos representan presencia, pero con valores de abundancia inferiores al 3%. Se observa la suma de grupos ecológicos.

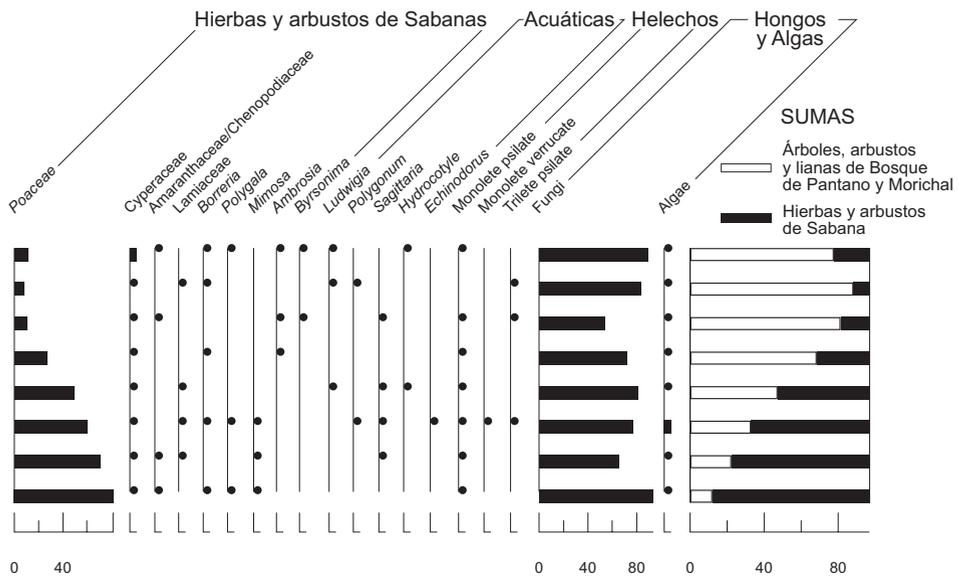


Fig. 2. Continuación.

Estratigrafía y cronología del núcleo Mapire

Los 75 cm superiores del núcleo morichal Mapire constaron de dos estratos sedimentarios característicos: a) de 0-57 cm de profundidad, sedimentos arcillosos de color marrón oscuro y muy orgánico; b) 57-75 cm de profundidad, arcilla orgánica negra. Ambos estratos tuvieron una textura arcillosa ($64 \pm 5\%$ arcilla, $24 \pm 4\%$ limo y $12 \pm 8\%$ arena) y altos valores de carbono orgánico, entre 6 y 10%. También, ambos estratos mostraron gran cantidad de macrorestos orgánicos (raíces, restos de hojas y tallos) observables a simple vista y mayormente pertenecientes a plantas del grupo de las monocotiledóneas.

La concentración de palinomorfos (polen, esporas y restos de algas y hongos) osciló entre 80 000 y 600 000 palinomorfos cm^{-3} , mientras el polen de plantas terrestres por si solo estuvo entre 20 000 y 150 000 granos cm^{-3} (Fig. 3). El polen de plantas acuáticas presentó concentraciones entre 100 y 3500 granos cm^{-3} , las esporas de helechos entre 300 y 40 000 esporas cm^{-3} , y las esporas de hongos y restos de algas entre 50 000 y 700 000 partículas cm^{-3} (Fig. 4).

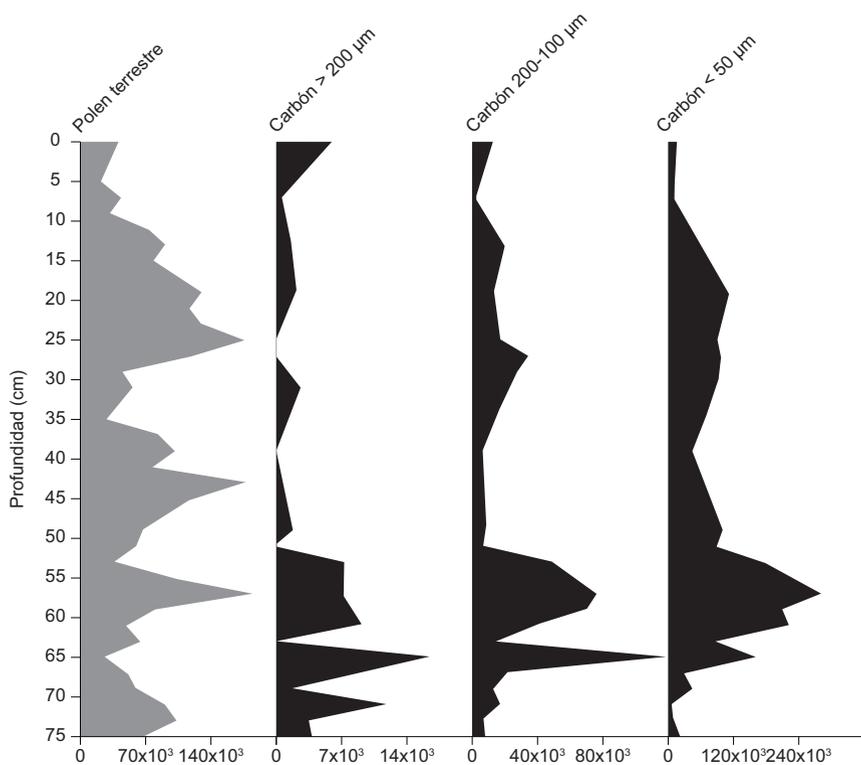


Fig. 3. Concentración total de polen (granos cm^{-3}) y partículas de carbón (partículas cm^{-3}) en tres tamaños, en el registro Morichal Mapire.

Las edades radiocarbónicas se indican en la Tabla 2. Como puede observarse entre los 63 y 67 cm de profundidad la edad calibrada es de 1331 años AP, y de 540 años AP entre 23 y 27 cm. Asumiendo una tasa de sedimentación constante, la edad estimada hacia el final de la secuencia, a los 75 cm de profundidad sería de 2220 a AP. Esto significa que los sedimentos fueron depositados durante el Holoceno Tardío con un registro palinológico aparentemente continuo y secuencial.

El análisis de agrupamiento permitió identificar tres zonas polínicas claras que son mostradas en la Tabla 3, obtenidas con base en los cambios en la composición y abundancia de los tipos de polen con la profundidad (M1, M2 y M3). Los lapsos de tiempo extrapolados e interpolados para cada zona polínica así como los rangos de profundidad que abarcan son mostrados en la Tabla 3.

Tabla 3. Zonas obtenidas para el registro morichal Mapire, fecha estimada y número de muestras por cada zona.

Zona polínica	Profundidad (cm)	Años AP Cal.	Nº de muestras
M1	75-53	2220-1100	12
M2	53-15	1100-320	16
M3	15-0	320-presente	6

Descripción del diagrama de polen

El diagrama de polen del núcleo morichal Mapire es mostrado en la Fig. 4, indicando también las concentraciones de esporas de helechos, esporas y restos de hongos y algas, y polen de plantas acuáticas. Las concentraciones de carbón se muestran en la Fig. 3.

Zona M1 (75-53 cm, 2220-1100 años AP). Caracterizada por una abundancia de polen de *Mauritia* entre 8-17%, y la representación de una alta diversidad de tipos de polen de taxa leñosos, como: Tipo *Schefflera*, *Cecropia*, *Clusia*, Caesalpinaceae, Dilleniaceae, *Cassia*, *Abutilon*, *Mabea*, *Virola*, *Ilex* y las pioneras Asteraceae, *Miconia*, otras Melastomataceae y *Phyllanthus*. El grupo ecológico del bosque de pantano representó cerca de 20-30% de la suma de polen, mientras que las hierbas de sabana tuvieron valores entre 70-80%, donde las Poaceae por sí solas contaron con más de 60% del total del polen de plantas terrestres. *Ludwigia* fue abundante, siendo la única planta acuática bien representada. Se observó alta riqueza de esporas de helechos, con una concentración total alrededor de 5000 esporas cm⁻³. La concentración por cm⁻³ de hongos y algas fluctuó entre 50 000 y 300 000, y 1000-19 000 respectivamente. La concentración de partículas de carbón de los tres tamaños fue máxima para todo el registro (300 000 partículas cm⁻³).

Zona M2 (53-15 cm, 1100-320 años AP). Está caracterizada por el descenso en el porcentaje de polen de *Mauritia*, hasta 3-12%. Sin embargo, el grupo ecológico de bosque de pantano registró una importancia alrededor de 20%, sugiriendo que a la par del descenso de *Mauritia* algunos elementos de esta comunidad aumentaron su importancia. De hecho, el Tipo *Schefflera*, Moraceae/Urticaceae,

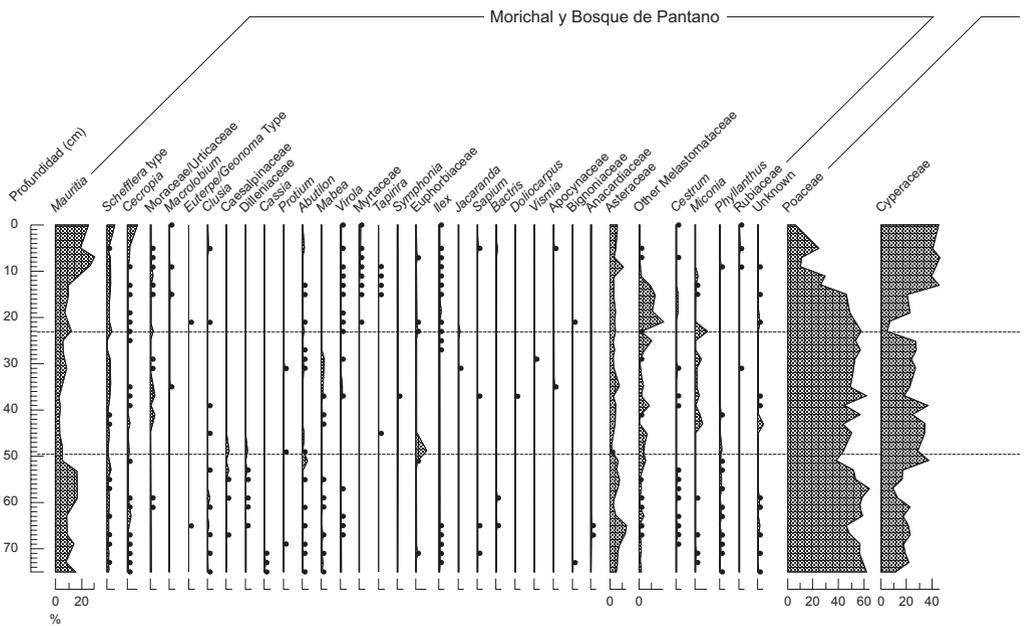


Fig. 4. Diagrama de porcentajes y de concentración para el registro Morichal Mapipe. El polen de plantas terrestres es mostrado en porcentajes, clasificados por grupos ecológicos cuya abundancia total es resumida en la suma de grupos ecológicos. Las abundancias de polen de plantas acuáticas, hongos, algas y esporas de helechos están en unidades de concentración (granos cm^{-3}). Se observan también las zonas en las cuales se divide el diagrama (M1, M2 y M3). Los puntos negros representan presencia del taxón, pero con valores de abundancia inferiores al 3%.

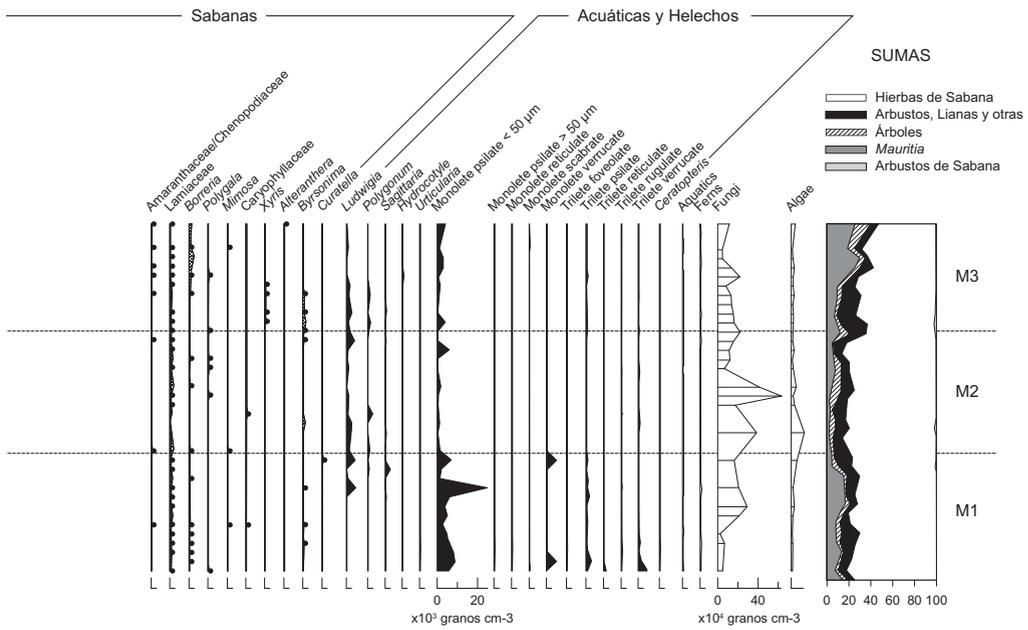


Fig. 4. Continuación.

Mabea, y las Melastomataceae registraron mayores abundancias, mientras *Macrobium*, *Symphonia* y *Tapirira*, que estaban ausentes en la zona anterior se hicieron presentes. El grupo de las hierbas, arbustos y árboles de la sabana se mantuvo alrededor de 80%, igual que en la zona anterior, pero en esta oportunidad aumentó el valor de importancia de las Cyperaceae, que superaron el 30%. El polen de plantas acuáticas estuvo mejor representado con el incremento de *Ludwigia* y *Sagittaria*, y la aparición de *Polygonum*. Los helechos, por su parte, descendieron tanto en concentración como en riqueza, mientras las esporas y restos de hongos y algas alcanzaron los valores más elevados en todo el registro (700 000 y 130 000 partículas cm^{-3} , respectivamente). Las partículas de carbón descendieron con respecto a la zona anterior.

Zona M3 (15-0 cm, 320-presente años AP). Esta zona está caracterizada por un incremento notable del polen de *Mauritia* y Cyperaceae, alcanzando valores entre 20-30% y 40-45% respectivamente. Como consecuencia del aumento de *Mauritia*, del Tipo *Schefflera* y de *Cecropia*, el grupo de los árboles, arbustos y lianas del bosque de pantano alcanzó su máxima importancia en todo el registro, con valores entre el 20-40%. Por el contrario, el polen de Poaceae alcanzó su mínimo valor a lo largo del registro (5-25%). Aunque la riqueza de tipos polínicos del grupo de bosque de pantano fue elevada al inicio de la zona, éste se reduce dramáticamente hacia la parte más superficial, a la vez que los taxa pioneros *Cecropia* y Tipo *Schefflera* se incrementaron. Las plantas acuáticas sólo estuvieron bien representadas por *Ludwigia*, los helechos se mantuvieron con una concentración baja, y los hongos y las algas con concentraciones similares a aquellas registradas en M1. Las partículas de carbón, sin embargo, se mantienen en niveles similares a los de la zona anterior.

Interpretación paleoambiental

A lo largo de la zona M1, que corresponde al período 2200-1100 años AP, el espectro de polen sugiere el desarrollo de un morichal abierto donde la densidad de *Mauritia* era intermedia, los elementos arbóreos o arbustivos mejor representados eran las pioneras Asteraceae, *Schefflera*, *Cecropia* y *Clusia*, y la abundancia de helechos fue muy elevada (Fig. 4). Esto está sustentado por los valores de polen de *Mauritia* y demás tipos de polen hallados en la caracterización de la lluvia de polen (Fig. 2). La alta abundancia de Poaceae sugiere la presencia de una matriz herbácea desarrollándose junto con *Mauritia*, tal como sucede actualmente en los morichales abiertos (González 1987). El bosque de pantano debía estar muy cerca a juzgar por la alta diversidad de elementos de esta comunidad que estaban presentes en la zona de perforación. La abundancia de plantas acuáticas, helechos, hongos y algas igualmente sugiere que el clima que prevalecía era húmedo, similar al presente (Fig. 4). El régimen de incendios parece haber sido muy frecuente/intenso durante este período, que registra abundancias máximas de las partículas de carbón de todos los tamaños (Fig. 3), incluso aquellas indicadoras de incendios locales ($>100 \mu\text{m}$).

En la zona M2, entre 1100 y 320 años AP, la alta abundancia de plantas acuáticas flotantes, como *Polygonum* y *Sagittaria*, y de otras como *Ludwigia*, aunada a la elevada concentración de hongos y algas, sugieren el desarrollo de un lago somero, con una lámina de agua que estuvo presente todo el año a diferencia del espejo de agua estacional que se debe haber desarrollado en la zona M1 (Fig. 4). Esta laguna somera ocupó la zona de perforación, y la abundancia de *Mauritia* se redujo notablemente, indicando que la palma pudo retirarse hacia las áreas periféricas de la laguna. La presencia de diversos elementos del bosque de pantano con una abundancia total cercana al 20% sugiere que las riberas de esta laguna estaban pobladas por una comunidad arbóreo-arbustiva. El polen de Cyperaceae se hizo muy importante en esta zona, indicando que estas hierbas fueron abundantes en la zona litoral de la laguna. La vegetación de sabana, con Poaceae, Lamiaceae, *Borreria* y *Byrsonima* estuvo también bien representada, por lo que puede asumirse que la vegetación litoral era bastante abierta, permitiendo la penetración de estos elementos desde las sabanas vecinas. La presencia de esta laguna es también sustentada por las partículas de carbón, que descienden, quizás debido a que esta lámina de agua impidió una mayor frecuencia de incendios locales en el área (Fig. 3).

La zona M3 que va desde 320 años AP hasta el presente muestra que la laguna somera existente en M2 cambia nuevamente a un espejo de agua estacional. Esto se deduce por la desaparición de las plantas flotantes, y la reducción de los hongos y algas. Una vez ausente la lámina de agua permanente, la densidad de *Mauritia* se incrementó considerablemente alcanzando valores que se corresponden con un morichal cerrado (Fig. 4). Este morichal cerrado era del tipo mixto, de acuerdo a la clasificación de González (1987), ya que la abundancia de elementos arbóreos y arbustivos fue muy elevada.

Hacia el final de la zona M3 se observa la fuerte reducción de la diversidad de tipos de polen asociados al bosque de pantano. *Mauritia*, *Cecropia* y *Schefflera* en cambio se incrementan, registrando los máximos valores alcanzados a lo largo de todo el registro (Fig. 4). Estos dos últimos elementos son claros indicadores de zonas que han sido perturbadas, y tal parece que la desaparición de diversos elementos de bosque, sumado al aumento de estas pioneras y de los indicadores de incendios locales como las partículas de carbón $>200 \mu\text{m}$ (Fig. 3) está señalada el reciente proceso de intervención antrópica de estos bosques de pantano.

DISCUSIÓN

Lluvia de polen

Se observa claramente en los resultados que la abundancia de polen de *Mauritia flexuosa* es proporcional a la densidad de individuos vivientes que estaban presentes en cada comunidad, tal como lo sugirieron Müller (1959) y Rull (1998) en trabajos previos en el Delta del Orinoco y en la Gran Sabana. Así mismo, se observa que el porcentaje de polen de *Mauritia* en la muestra AA2 que corresponde a una sabana inundada a 500 m de un morichal es muy bajo, alrededor de 3%. Esto

pone en evidencia la limitada dispersión del polen de esta palma, y coincide con los reportes previos realizados por los autores citados anteriormente.

La ausencia de árboles y arbustos de sabana en la lluvia de polen de morichales es un resultado resaltante ya que todas las localidades estudiadas poseen sabanas arboladas en sus zonas vecinas, indicando que estos elementos de la vegetación regional están subrepresentados en la lluvia de polen de estos humedales. La falta de representación de los elementos arbóreos de las sabanas Neotropicales en la lluvia de polen local y regional ha sido también observada en estudios realizados en los Llanos Orientales de Colombia por Behling & Hooghiemstra (1998, 1999) y Berrío *et al.* (2000), quienes interpretaron estos resultados como evidencia de la baja producción y dispersión de los granos de polen de estas especies.

Cambios climáticos y de vegetación durante el Holoceno Tardío en morichal Mapire

Los resultados obtenidos sugieren que las características ambientales que definen el área de estudio en la actualidad, con un régimen de saturación de agua en el suelo, estuvieron presentes desde los inicios del registro hace 2200 años AP. Desde el comienzo del registro se observó la presencia de una comunidad de morichal dominando el área de estudio. Sin embargo, el morichal que existió en la zona entre 2200 y 1100 años AP fue un morichal abierto, con una densidad de *Mauritia flexuosa* intermedia, desarrollándose sobre una matriz herbácea dominada por Poaceae. La alta concentración de esporas de helechos en este período soporta la presencia de una vegetación más abierta que en la actualidad. Todas estas interpretaciones están basadas en los estudios de lluvia de polen actual en morichales presentados en este trabajo, y en trabajos publicados para sistemas similares en el Delta del Orinoco (Müller 1959; Hofmann 2002), y en la Gran Sabana (Rull 1991, 1999). El carácter de apertura de la vegetación podría así mismo estar relacionado con las altas frecuencias de los incendios registrados en este período, inferidos por las elevadas concentraciones de partículas de carbón, que son máximas para todo el registro.

Alrededor de 1100 hasta 320 años AP se sugiere la formación de una laguna somera, indicativo de dos posibles escenarios: un ascenso del nivel freático, o un régimen de inundación más frecuente. Este cambio en el estatus hidrológico del sitio pudo deberse a un cambio local, relacionado con la dinámica del caño que inunda la zona (por ejemplo un cambio de curso), o a cambios en el balance hídrico regional (cambios climáticos). Para conocer si este fue un período más húmedo a nivel regional es necesario realizar más estudios paleoecológicos en localidades vecinas, así como correlaciones espaciales y temporales de las tendencias de humedad registrados en ellos.

Desde 320 años AP hasta el presente se ha observado el desarrollo progresivo de un morichal cerrado, que ha podido establecerse debido a la desaparición de la laguna somera preexistente. La laguna somera pudo reducirse por varias razones: 1.- debido a un descenso del nivel freático por cambios en el balance hídrico regional, 2.- por cambios en los patrones de drenaje e inundación del caño

que alimenta este morichal, 3.- por cambios autogénicos de la comunidad. Estos cambios autogénicos fueron planteados por González (1987), quien propone que los morichales abiertos son morichales incipientes, que mediante el aumento progresivo en la densidad de *Mauritia flexuosa* se convierten en morichales cerrados. Éstos a su vez, de acuerdo a la hipótesis de González (1987), favorecerían la desecación de la lámina de agua debido a las altas tasas de transpiración registrada por estas palmas que tienen la capacidad de bombear grandes cantidades de agua a la atmósfera todo el año. Según este autor, la desaparición de la lámina de agua, en conjunto con la mayor área de sombra favorece la inclusión de una mejor representación de elementos arbóreo/arbustivos en los morichales cerrados, que en los abiertos. En este sentido, es importante notar que la proporción de elementos leñosos en los registros de la presente investigación se vio incrementada en los últimos 300 años, en conjunto con la densidad de *Mauritia*. Recientemente, sin embargo, un descenso considerable de la diversidad de tipos de polen de bosque de galería o de bosque de pantano sugiere la desaparición de los mismos en décadas recientes, fenómeno que podría atribuirse al incremento en la perturbación antrópica. Esta idea es sustentada además por el aumento en los indicadores de incendios locales (partículas >200 μm de largo) en los niveles más superficiales, señalando que el sitio se ha quemado con frecuencia en los últimos 300 años.

Es importante destacar que la tendencia general exhibida por el registro es el aumento casi sostenido de polen de *Mauritia*, sobre todo durante los últimos 300 años. Ésta ha sido una tendencia observada en registros sedimentarios en todo el Neotrópico, principalmente en el norte de Sudamérica (Behling & Hooghiemstra 2001), y es reportado también para la Gran Sabana (Rull 1991, 1999; Montoya *et al.* 2009). Esto ha sugerido que el establecimiento y desarrollo de la palma moriche en el norte de Sudamérica ha sido favorecida por las actividades antrópicas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Tibisay Pérez y al Dr. John Souton por la determinación de las edades por AMS. También a María Isabel Camejo, por proveernos generosamente los equipos ópticos. Queremos extender nuestro reconocimiento a Maximiliano Bezada, quien organizó la campaña de campo, seleccionó la zona de perforación y facilitó el muestreador. Gracias a Valois González, José Luis Berroterán, Omar Linares y Valentí Rull, que fueron evaluadores del anteproyecto y manuscrito de la Tesis de Pregrado que constituyó el presente trabajo. Los autores están muy agradecidos con el Herbario Nacional de Venezuela (VEN), y con su curadora Leyda Rodríguez, por proveer el material vegetal para la construcción de un catálogo de polen. Gracias igualmente a Otto Huber, Carlos Méndez y a Juan Carlos Berrío por los comentarios críticos de una versión previa de este manuscrito. Las sugerencias oportunas de tres revisores anónimos contribuyeron a mejorar el manuscrito en fondo y forma.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, J. & J. Ingram. 1993. *Tropical soil biology and fertility*. First Edition. U.K., C.A.B. International Wallingford.
- Asselin, H. & S. Payette. 2005. Detecting local-scale fire episodes on pollen slides. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 137: 31-40.
- Aristeguieta, L. 1968. Consideraciones sobre la flora de los morichales llaneros al norte del Orinoco. *Acta Bot. Venez.* 3: 3-22.
- Behling, H. & H. Hooghiemstra. 1998. Late Quaternary palaeoecology and palaeoclimatology from pollen records of the savannas of the Llanos Orientales in Colombia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 139: 251-267.
- Behling, H. & H. Hooghiemstra. 1999. Environmental history of the Colombian savannas of the Llanos Orientales since the Last Glacial Maximum from lake records El Pinal and Carimagua. *J. Paleolimnol.* 22: 461-476.
- Behling, H. & H. Hooghiemstra. 2001. Neotropical savanna environments in space and time: late Quaternary interhemispheric comparisons. Interhemispheric Climate Linkages, Chapter 18. Academic Press.
- Bennett, K.D. 2002. Psimpoll V4.10: C program for pollen diagrams and analyzing pollen data. <http://chrono.qub.ac.uk/psimpoll/psimpoll.html>
- Berrío, J.C., H. Hooghiemstra, H. Behling & K. van der Borg. 2000. Late Holocene history of savanna gallery forest from Carimagua area, Colombia. *Rev. Palaeobot. Palyn.* 111: 295-308.
- Blackford, J. 2000. Charcoal fragments in surface samples following a fire and the implications for interpretation of subfossil charcoal data. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 164: 33-42.
- Bush, M. & C. Weng. 2007. Introducing a new (freeware) tool for palynology. *J. Biogeogr.* 34: 377-380.
- Casanova, E. 1994. *Introducción a la ciencia del suelo*. Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Colinvaux, P., P. De Oliveira & J. Moreno. 1999. *Amazon pollen manual and atlas*. Harwood Academic Publishers. Amsterdam.
- Colonnello, G., C. Ibáñez, J. Ayarzagüena, M. Lentino, A. Paolillo, R. Correa, L. Valladares, H. Teruel, O. Pachano, M. Ristorto & M. Ameruoso. 1983. *Estudio ecológico del sur de Monagas y Anzoátegui*. Tomo I. Ecología Terrestre. Lagoven, Caracas.
- Duno, R., G. Aymard & O. Huber. 2007. *Flora vascular de los Llanos de Venezuela*. FUDENA-Fundación Empresas Polar-FIBV, Caracas.
- Fægri, K. & J. Iversen. 1981. *Textbook of pollen analysis*. Third Edition. Hafner Publishing, New York.
- Finsinger, W. & W. Tinner. 2005. Minimum counts sums for charcoal-concentration estimates in pollen slides: accuracy and potential errors. *The Holocene* 15: 293-297.

- González, V. 1987. *Los morichales de los llanos Orientales. Un enfoque ecológico*. Serie Cuadernos CORPOVEN, Caracas.
- González de Juana, C., J.M. Iturralde & X. Picardi. 1980. *Geología de Venezuela y sus cuencas petrolíferas*. Tomo II. Primera Edición. Ediciones FONINVES, Caracas.
- Herrera, L. & L. Urrego. 1996. *Atlas de polen de plantas útiles y cultivadas de la Amazonia colombiana*. Tropenbos XI. Colombia.
- Hofmann, C. 2002. Pollen distribution in sub-recent sedimentary environments of the Orinoco Delta (Venezuela) - an actuo-paleobotanical study. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 119: 191-217.
- Huber, O. 1997. Ambientes fisiográficos y vegetales de Venezuela. In: La Marca, E. (ed.). *Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela*. Serie Catálogo Zoológico de Venezuela, Vol. 1, Museo de Ciencias y Tecnología de Mérida, Mérida.
- Lanesky, D.E., B.W. Logan, R.G. Brown & A.C. Hine. 1979. A new approach to portable vibracoring underwater and on land. *J. Sediment. Petrol.* 49: 654-657.
- Leal, A., T. Perez & B. Bilbao. 2011. Contribution to Early Holocene vegetation and climate history of Eastern Orinoco Llanos, Venezuela, from a paleoecological record of a *Mauritia* L.f. swamp. *Acta Amazon.* 41(4): 513-520.
- MacDonald, G.M. 1996. Non-aquatic Quaternary. In: Jansonius, J. & D.C. McGregor (eds.). *Palynology, principles and applications*. Vol. 2, pp. 879-910. AASP Foundation.
- Maher, L. 1981. Statistics for microfossil concentration measurements employing samples spiked with marker grains. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 32: 153-191.
- Monasterio, M. & G. Sarmiento. 1970. *Ecología de las sabanas de América Tropical: análisis macroecológico de los llanos de Calabozo, Venezuela*. Cuadernos Geográficos N° 4, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Montes, R. & J. San José. 1995. Vegetation and soil analysis of topo-sequences in the Orinoco llanos. *Flora* 190: 1-33.
- Montoya, E., V. Rull, S. Nogué & W. Díaz. 2009. Paleoecología del Holoceno en la Gran Sabana, SE Venezuela: Análisis preliminar de polen y micro-carbones en la Laguna Encantada. *Collect. Bot.* 28: 65-79.
- Müller, J. 1959. Palynology of recent Orinoco delta and shelf sediments: reports of the Orinoco Shelf Expedition. *Micropaleontology* 5(1): 1-32.
- Rull, V. 1991. Contribución a la paleoecología de Pantepui y la Gran Sabana (Guayana Venezolana): clima, biogeografía y ecología. *Sci. Guaianae* 2: 1-133.
- Rull, V. 1998. Biogeographical and evolutionary considerations of *Mauritia* (Arecaceae), based on palynological evidence. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 100: 109-122.

- Rull, V. 1999. A palynological record of a secondary succession after fire in the Gran Sabana, Venezuela. *J. Quatern. Sci.* 14(2): 134-152.
- Salgado-Laboriau, M.L. 1986. Estudios paleoecológicos de la región de Rancho Grande, Venezuela. In: Huber, O. (ed.). *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. El ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas.
- Silva, J., M. Monasterio & G. Sarmiento. 1971. Reconocimiento ecológico de los llanos occidentales II: el norte del estado Barinas. *Acta Ci. Venez.* 22: 60-71.
- Smith, D.G. 1984. Vibracoring fluvial and deltaic sediments: tips on improving penetration and recovery. *J. Sediment. Petrol.* 54: 660-663.
- Stuiver, M. & J. Reimer. 2009. CALIB radiocarbon calibration. <http://calib.qub.ac.uk/calib/>
- Tschudy, R.H. & B.D. Tschudy. 1965. Modern fern spores of Rancho Grande, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 1(1): 9-73.