

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Reconstrucción de la vegetación, el clima y el impacto humano durante el Holoceno
medio y tardío en el páramo del Cajas, Cuenca – Ecuador**

Disertación previa a la obtención del Título de Licenciada en Ciencias Biológicas

ALEJANDRA MANUELA ORMAZA RODRÍGUEZ

QUITO, 2019

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la señorita Alejandra Manuela Ormaza Rodríguez ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

M.Sc. Susana León-Yáñez
Directora de la Disertación
Quito, febrero de 2019

Dedico esta tesis a mi familia, principalmente a mi padre y a mi madre por su apoyo incondicional, sus enseñanzas de vida y su amor.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia. A mi madre y mi padre por ser un apoyo constante, un modelo de vida y porque gracias a ellos he aprendido que todo lo que nos proponemos es posible siempre que la responsabilidad, el compromiso, el esfuerzo y la perseverancia estén presentes en el camino. A mi hermana y hermano por su apoyo para impulsar el desarrollo de esta tesis.

A Susana León-Yáñez, directora de mi disertación, por su constante apoyo, por estar presta a resolver mis dudas, por su aporte significativo al contenido del trabajo y por haber despertado en mí el interés y cariño por el páramo. A las integrantes del Laboratorio de Palinología y Botánica Andina de la PUCE, especialmente a Andrea Villota y a Fernando Rodríguez por su importante apoyo en el desarrollo de la disertación.

A la Universidad de Utrech, al Dr. Timme Donders y su equipo por darme a conocer la importancia de la Palinología y la vinculación de esta rama con la Etnobiología. Además de brindarme la posibilidad de explorar el Parque Nacional Cajas con sus paisajes tan especiales.

A la DPU por brindarme un espacio para encontrarme con Dios y lo sagrado, especialmente a Santiago Andrade, Carolina Barahona y Roberto Vaca por su aporte humano y social.

A mis amigas y amigos, a Gabriela González, Gabriela Garcés, Melanie Noboa, Stefanía Tapia, Valeria Cajiao, Carolina Medina, Jesús Castillo, Kyle Fukui, Andrés Melo, Edison Salazar y Nicolás Zapata por su amistad verdadera, su apoyo incondicional, su gran corazón, sus consejos y porque con todo lo que es cada uno, me han permitido ver el mundo a través de nuevos ojos y plantearme nuevos retos.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	Resumen	1
2.	Abstract.....	2
3.	Introducción.....	3
3.1	El levantamiento de los Andes y los ecosistemas andinos	4
3.2	Los Andes de Ecuador	5
3.3	El páramo y su importancia	6
3.3.1	Servicios ecosistémicos del páramo	6
3.3.2	Amenazas al ecosistema de páramo	7
3.4	Paleoecología y paleobotánica, estudios en Ecuador.....	8
3.5	Objetivos	11
3.5.1	Objetivo general	11
3.5.2	Objetivos específicos	11
4.	Materiales y métodos.....	12
4.1	Área de estudio	12
4.1.1	Ubicación.....	12
4.1.2	Geología.....	12
4.1.3	Suelos.....	13
4.1.4	Clima	13
4.1.5	Vegetación actual	13
4.1.6	Asentamientos humanos	15
4.1.6.1	Cañaris	15
4.2	Trabajo de campo.....	16
4.2.1	Colecta de sedimento.....	16
4.3	Trabajo de laboratorio.....	16
4.3.1	Estratigrafía	16

4.3.2	Dataciones	17
4.3.3	Procesamiento químico.....	17
4.3.4	Identificación y conteo de polen, esporas y carbón.....	17
4.4	Análisis estadísticos	18
4.5	Diagrama de taxa de polen y esporas y diagrama de sumatoria por ecosistema...	19
5.	Resultados.....	20
5.1	Estratigrafía.....	20
5.2	Cronología.....	20
5.3	Zonificación	20
5.4	Descripción del diagrama	21
6.	Discusión	27
6.1	Vegetación, clima e impacto humano en el sitio de estudio durante el Holoceno medio y tardío (~6.545 – 514 años cal AP)	29
6.1.1	Holoceno medio: 6.545–3.000 años cal AP (zona caj 1, 2 y subzona caj 3A).....	31
6.1.1.1	Período entre 6.545 a 6.133 años cal AP (caj 1A).....	31
6.1.1.2	Período entre 6.133 a 5.489 años cal AP (caj 1B).....	312
6.1.1.3	Período entre 5.489 a 4.585 años cal AP (caj 2).....	312
6.1.1.4	Período entre 4.585 a 3.681 años cal AP (caj 3A).....	313
6.1.2	Holoceno medio-tardío: 3.681–2.906 años cal AP (subzona caj 3B).....	33
6.1.3	Holoceno tardío: 2.906–514 cal AP (zona 4 y 5)	34
6.1.3.1	Período entre 2.906 y 1.744 años cal AP (subzona caj 4A)	34
6.1.3.2	Período entre 1.744 y 1.243 años cal AP (subzona 4B)	345
6.1.3.3	Período entre 1.243 y 514 años cal AP (zona 5)	345
6.2	Comparación con otros estudios	36
7.	Conclusiones.....	39
8.	Referencias bibliográficas	41

9.	Figuras	50
10.	Tablas.....	58
11.	Anexos	70

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la ubicación del área de estudio	51
Figura 2. Mapa del complejo de lagunas cercano al sitio de estudio.	52
Figura 3. Fotografías del sitio de estudio	53
Figura 4. Fotografía de los fragmentos de sedimento del núcleo CAJ de la Laguna Pequeña Cajas (LPC).....	54
Figura 5. Modelo edad – profundidad.	55
Figura 6. Diagrama de los taxa de polen y esporas	56
Figura 7. Diagrama de sumatorias por ecosistema	57

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Estratigrafía del núcleo de sedimento “CAJ” de 150 cm	59
Tabla 2. Descripción estratigráfica detallada del núcleo de sedimento Cajas (CAJ)	60
Tabla 3. Dataciones de radiocarbono ^{14}C	61
Tabla 4. Grupos ecológicos.	62

ÍNDICE DE ANEXOS

ANEXO 1. Mapa de la región.....	71
ANEXO 2. Protocolo de Pre-tratamiento estándar	72
ANEXO 3. Fotografías de polen y esporas	73

1. RESUMEN

En este estudio se reconstruyó el paleoambiente (la historia de la vegetación, clima e impacto humano) del Parque Nacional Cajas (PNC) desde ~6.545 hasta 514 años cal AP correspondientes al Holoceno medio y tardío, respectivamente. La reconstrucción del paleoambiente fue realizada a partir de registros fósiles (polen, esporas y carbón) presentes en el núcleo de sedimento CAJ, el cual fue obtenido de una pequeña laguna a 3.935 m.s.n.m., ubicada en el flanco este de la Cordillera Occidental. En CAJ tanto en los primeros 18 como en los últimos 20 centímetros, no se han encontrado registros fósiles por la naturaleza del sedimento. Para el resto del sedimento se registraron condiciones climáticas, ligeramente variables entre condiciones cálido-secas y frío-húmedas. Dos eventos son destacados: a) el aumento de temperatura durante la transición del Holoceno medio al tardío y b) el Óptimo Climático Medieval (OCM), ambos eventos evidenciados por la disminución en taxa de páramo y el aumento de los de bosque montano. La vegetación del sitio de estudio durante ~6.545–514 años cal AP fue siempre páramo, siendo las taxa más abundantes: Poaceae, Cyperaceae y *Plantago*. En menor cantidad se registra polen de ecosistemas más bajos como Subpáramo con *Polylepis/Acaena* y Asteraceae; taxa de bosque montano alto que sufre un cambio de abundancia de *Podocarpus* por *Hedyosmum* durante la transición Holoceno medio a tardío. Taxa de bosque montano bajo también está presente con *Acalypha* como taxón más abundante. Finalmente, se estudiaron los fuegos y taxa de impacto humano. Se evidenció mayor concentración y tasa de acumulación de carbón local y regional hacia el Holoceno tardío, principalmente hacia el OCM (1.200 a 900 años cal AP), época que coincide con la presencia del pueblo Cañari (1.550 a 450 años cal AP) en Azuay. Amaranthaceae/Chenopodiaceae es el taxa que indica impacto humano en el sedimento y se encuentra desde ~4780 años cal AP. En general, el núcleo de sedimentos del CAJ ofrece información sobre las diversas fluctuaciones en los taxones de páramo en los últimos ~7.000 años cal AP. Usando polen, esporas y carbón vegetal, se discute el impacto de los cambios globales durante este período, incluido el impacto humano y cómo la vegetación podría cambiar con el cambio climático en el futuro.

Palabras clave: Impacto Humano, Paleoclima, Paleoecología, Páramo del Parque Nacional Cajas, Vegetación.

2. ABSTRACT

In this study, the paleoenvironment (history of vegetation, climate and human impact) of Cajas National Park was reconstructed from ~6.545 to 514 years cal BP corresponding to the middle and late Holocene, respectively. The reconstruction was made from fossil records (pollen, spores and charcoal) present in a sediment core named CAJ, which was obtained from a small glacial lake at 3.935 m.a.s.l., located on the eastern flank of the western Cordillera. In CAJ, both in the first 18 and in the last 20 centimeters, no fossil records have been found due to sediment nature. For the rest of the sediment, climatic conditions ranging from warm-dry to cold-humid were registered. Two climatic events are highlighted: a) an increase in temperature at the transition from the middle to the late Holocene; and b) an increase in temperature and dryness during the Medieval Climatic Optimum (MCO), both events evidenced by a decrease in páramo taxa abundance and an increase in the montane forest taxa. The vegetation of the study site from ~6.545–514 years cal BP has always been composed of paramo taxa, specifically Poaceae, Cyperaceae and Plantago. However, smaller amounts of pollen from other ecosystems are also found, as subpáramo taxa Polylepis/Acaena and Asteraceae and the upper montane forest plants, which undergo a change of abundance from Podocarpus to Hedyosmum during the middle to late Holocene transition. Low montane forest taxa are also present, including Acalypha as the most abundant taxon. Finally, the human impact and fires on the region were studied. The concentration and rate of accumulation of charcoal increased towards the late Holocene, more fires suggest a warmer climate and more human influence at the site. The greatest carbon accumulation occurred during the MCO (~1,200 to 900 years cal BP), a period that coincides with the presence of the "pueblo Cañari" (1,550 to 450 years cal BP) in Azuay. Amaranthaceae/Chenopodiaceae is also used as an indicator for human impact in the sediment and is first found ~ 4780 years cal BP. Overall, the CAJ sediment core offers an insight into the various fluctuations in the páramo taxa in the last ~7.000 years cal BP. Using pollen, spores, and charcoal, the impact of global changes over this period is discussed, including the human impact and how the vegetation might change due to the future climate change.

Keywords: Human Impact, Paleoclimate, Paleoecology, Páramo of Cajas National Park, Vegetation.

3. INTRODUCCIÓN

El Ecuador es un país megabiódico (Mittermeier, Robles y Goettsch–Mittermeier, 1997), entre los factores que aportan a esta condición están el clima tropical, la confluencia de las corrientes marinas de El Niño y Humboldt, la presencia de la Cordillera de los Andes que actúa como una barrera geográfica (Baquero et al., 2004) en la dispersión de plantas (Van der Hammen y Cleef, 1983) y da cabida a gran variedad de ambientes con climas y biotas particulares (Jørgensen y Ulloa, 1994 ; Mena, Medina y Hofstede, 2001). La región más fitodiversa es la andina y dentro de ésta el ecosistema páramo.

La fitodiversidad del páramo está amenazada por presiones agrícolas y pecuarias que aumentan con el crecimiento poblacional. Una forma de apoyar su conservación es diseñar estrategias basadas en estudios ecosistémicos que den cuenta de su importancia y comportamiento histórico ante cambios climáticos. Estos estudios permitirán predecir las respuestas de la flora ante las variaciones climáticas.

El presente estudio va en esa línea, pues analiza la historia: vegetal, climática y de impacto humano del páramo mediante análisis paleoecológicos que dilucidarán los cambios ambientales en la zona de estudio y zonas aledañas (subpáramo, bosque montano alto y bajo), partiendo de una premisa que la paleoecología comparte con la arqueología: “el pasado existe y es posible acceder a él. (...), la intención de recuperar el pasado se liga con la necesidad de proyectarse a un futuro de manera sólida” (Garzón, 2010, p.83). Con la paleoecología podemos acceder al pasado a través del análisis de sedimentos que contienen elementos fósiles (polen, esporas y carbón) para llegar a conclusiones sobre la respuesta de los taxa botánicos a determinadas condiciones ambientales naturales o ligadas a impacto humano (Gutiérrez-Ayala, Torrescano-Valle e Islebe, 2012), y a partir de estas conclusiones obtendremos indicios del comportamiento del ecosistema a futuro. Especialmente, considerando el fenómeno de cambio climático al que estamos enfrentados.

A continuación, se revisará la historia de la formación de los Andes, el páramo ecuatoriano: su importancia (diversidad y servicios ecosistémicos), sus amenazas y el desarrollo de la paleoecología en el país, así como sus hallazgos para esclarecer la historia

de los ecosistemas: el clima, cambios en la vegetación, asentamientos humanos y su influencia en el desarrollo del ecosistema.

3.1 EL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES Y LOS ECOSISTEMAS ANDINOS

Durante el Cuaternario la Cordillera de los Andes experimentó importantes procesos geológicos que posibilitaron el desarrollo de una gran diversidad de taxa (Iriondo, 1994), esto convierte al país en un sitio interesante para estudios paleoecológicos (Villota, 2010).

En Sudamérica, el levantamiento de los Andes dio paso al desarrollo de alrededor de 133 ecosistemas distintos (Cuesta, Peralvo y Valarezo, 2009), diferenciándolos de los que existían durante el Paleoceno, ecosistemas que eran similares a los existentes en África. Uno de estos nuevos ecosistemas es el páramo, que se originó durante el Eoceno (Hoorn et al., 2010). El cual durante su conformación y desarrollo acogió nuevos elementos florísticos al formarse el istmo de Panamá hace ca. 10 millones de años, durante el Mioceno (Hofstede, Lips y Jongasma, 1998). Posteriormente, durante el enfriamiento entre el Mioceno y Plioceno (10–5 Ma.), arribaron géneros holárticos como *Hedyosmum* y *Symplocos* a América del Sur y compartieron hábitat con géneros austral antárticos y tropicales que se habían adaptado al ambiente montano (Hofstede et al., 1998).

La composición de la flora andina actual comienza hace 4 Ma. con el desarrollo de géneros como *Myrica*, *Miconia*, *Polylepis* y *Acaena* y se evidencia vegetación propia del páramo por la presencia de polen de Asteraceae, Poaceae, *Hypericum*, *Plantago* y *Valeriana*. Mientras que hace 3 Ma. nuevos géneros holárticos llegaron a Sudamérica, entre los cuales están *Alnus* y *Vaccinium* (Hofstede et al., 1998).

La orogenia de los Andes fue un proceso gradual que empezó en la época del Paleoceno (Van der Hammen y Cleef, 1986), se produjo por la subducción de la placa oceánica Farallón-Nazca debajo de la placa Continental Sudamericana (Argollo, 2006). Se estima que para el Eoceno medio ya alcanzaban una altura de 1.000 m.s.n.m.. En el Plioceno cesó el levantamiento, mientras que en el Plio-Pleistoceno (4–5 Ma) alcanzaron la

altura actual debido a la actividad volcánica y la acumulación de rocas (Van der Hammen y Cleef, 1983; Luteyn, 1999).

Actualmente, la Cordillera de los Andes se extiende desde el mar Caribe hasta la Tierra de Fuego y tiene una extensión total de más de 9.000 km. Los Andes más antiguos son los del Sur (Bolivia, Chile y Argentina) originadas a principios del Terciario (50 millones de años), a diferencia de los Andes Septentrionales, en los que se encuentra Ecuador, que datan del Mioceno (25 Ma) (Lavenu, 2006).

Los Andes Tropicales (oeste de Venezuela hasta la frontera con Bolivia) albergan más de 45.000 especies de plantas vasculares de las cuales 20.000 son endémicas, todo esto en apenas el 1% de la masa continental (Cuesta et al., 2009). Dentro de estos ecosistemas está el páramo, donde se desarrolla la presente investigación.

3.2 LOS ANDES DE ECUADOR

Los Andes cruzan Ecuador de norte a sur, con una longitud de 60 km y entre 150-180 km de ancho (Josse et al., 2011). Están formados por dos cordilleras paralelas, Oriental y Occidental, separadas entre sí por el callejón interandino que es una depresión intermontana menor a 40 km de ancho (Baquero et al., 2004). Se los divide entre Andes del norte, ubicados en las provincias de Chimborazo, Tungurahua, Bolívar, Cotopaxi, Pichincha, Imbabura y Carchi y Andes del sur: Cañar, Azuay y Loja (White y Maldonado, 1991; Hall, Samaniego, Le Pennec y Johnson, 2008; Villota, 2015).

Los Andes del norte alcanzan altitudes mayores a 6.000 m.s.n.m. (Niemann y Behling, 2007), presentan cobertura glaciar a partir de los 5.000 m.s.n.m.; poseen al menos 20 volcanes activos y su formación es resultado del levantamiento de los Andes durante el Cuaternario (Bussmann, 2005). Mientras que los del Sur alcanzan picos máximos un poco mayores a los 4.000 m.s.n.m. (Niemann y Behling, 2007; Josse et al., 2011), sin llegar a la línea de glaciar (Villota, León-Yáñez, y Behling, 2012), no poseen volcanes activos (Hall, Samaniego, Pennec y Johnson, 2008; Villota y Behling, 2014) y su formación data del período Terciario (Bussmann, 2005).

Otras diferencias entre Andes ecuatorianos del Sur y del Norte están relacionadas con la presencia de la depresión Girón-Cuenca (una de las zonas más bajas de los Andes) ubicada al sureste de la ciudad de Cuenca (Richter y Moreira-Muñoz, 2005) y la influencia de corrientes de aire más secas y frías por la corriente fría de Humboldt, lo que marca una disminución en el límite arbóreo en los Andes del Sur del país (Richter y Moreira-Muñoz, 2005; Buytaert et al., 2006).

Los Andes son extremadamente fitodiversos; en Ecuador duplican la diversidad florística de la suma de las regiones Amazónica, Litoral e Insular (León-Yáñez et al., 2011). Entre los ecosistemas andinos presentes en el sur del país encontramos: bosque montano bajo (sobre los 1.000 hasta los 2.900 m.s.n.m.), bosque montano alto (desde 2.900 hasta 3.200 m.s.n.m), subpáramo hasta los 3.900 m.s.n.m y páramo (3.900 a 4.450 m.s.n.m) (León-Yáñez et al., 2011; León-Yáñez, 2011; Minga, Ansaloni, Verdugo y Ulloa Ulloa, 2016)

3.3 EL PÁRAMO Y SU IMPORTANCIA

El páramo, es un ecosistema neotropical que se encuentra distribuido a lo largo de las cimas montañosas desde Costa Rica hasta la Depresión de Huancabamba al norte de Perú (Van der Hammen y Cleef, 1983; Mena et al., 2011; Minga et al., 2016). Comprende áreas desde los 3.000 hasta los 5.000 m.s.n.m. Empieza en el límite del bosque cerrado y llega hasta el inicio de las nieves perpetuas (Acosta-Solís, 1984; Mena et al., 2011). Ocupa el 5% del territorio ecuatoriano (Mena, Medina y Hofstede, 2001) correspondiente a 13.933 km² (Llambí y Cuesta, 2014).

Los páramos son importantes por la cantidad de especies endémicas que albergan y los servicios ecosistémicos que proveen (Jantz y Behling, 2011) al ser humano y a otras especies del mismo y de otros ecosistemas. Sin embargo, sobre este ecosistema penden muchas amenazas.

3.3.1 SERVICIOS ECOSISTÉMICOS DEL PÁRAMO

Se denominan servicios ecosistémicos a la cuantificación de los aportes de los ecosistemas a la calidad de vida. Se pueden dividir en los siguientes servicios: aprovisionamiento, regulación, culturales y soporte (Balvanera y Cotler, 2009; Camacho-Valdez y Ruiz-Luna, 2012).

El servicio de regulación comprende: a) la regulación de los sistemas hídricos mediante la captación y distribución dosificada de agua hacia tierras bajas donde se la utiliza para consumo, generación de electricidad y riego (Beltrán et al., 2009; Minga et al., 2016); b) la regulación del clima, pues actúa como un importante sumidero de carbono (Fränkl, 2016), reteniendo aproximadamente 200 toneladas de carbono por hectárea por año, incluyendo el carbono del suelo más el de la biomasa (Ministerio del Ambiente, 2018) y c) la regulación de la erosión de los suelos.

Entre los servicios de aprovisionamiento del páramo están la obtención de alimento, plantas medicinales y leña (Hofstede, 2008; Balvanera y Cotler, 2009). Dentro de los servicios de soporte: la producción primaria, el reciclaje de nutrientes y la formación del suelo. Mientras que los servicios culturales incluyen el de atractivo turístico por su diversidad paisajística y el tratamiento sagrado que le confieren los pueblos indígenas (Mena et al., 2001).

3.3.2 AMENAZAS AL ECOSISTEMA DE PÁRAMO

El ser humano ha hecho uso del páramo por la variedad de servicios ecosistémicos que brinda. En él se registra actividad desde al menos 10.000 años AP (Holoceno) en Cubilán (Stothert y Sánchez Mosquera, 2011) y 9.000 años AP en el Inga (Bell, 1971; Villota et al., 2017).

Desde la invasión española en el siglo XVI aumentó la utilización de este ecosistema y más adelante los dos procesos de Reforma Agraria (en 1964 y 1973) incrementaron su explotación ligada a la ampliación de la frontera agrícola y pecuaria (ovina, bovina y ganadera), así como el aumento de la urbanización (Aldrich, Billington, Edwards y Laidlaw, 1997).

Estos procesos se relacionan con el incremento de minería, quema de pajonales, uso de agrotóxicos (Velástegui, 2010), reforestación con especies exóticas (Hofstede, Segarra y Mena, 2003; Hofstede, 2008; Beltrán et al., 2009), sobreexplotación de especies leñosas, alta tasa de deforestación anual que según Cuesta et al. (2017) entre 2008 y 2014 alcanzó el 0.37%, correspondiente a 47.000 hectáreas anuales. Así también procesos de extracción del suelo con fines agrícolas y uso de maquinaria pesada (tractores), actividades que erosionan el suelo y contaminan considerablemente este ecosistema (Podwojewski, Poulenard, Zambrana y Hofstede, 2002; Mena Vásquez y Hofstede, 2006). Sumado a esto, está el cambio climático generado por el aumento de gases de efecto invernadero en la atmósfera (Cuesta, Bustamante, Becerra, Postigo y Peralvo, 2012).

Se requiere tomar medidas para contrarrestar éstas amenazas. La reconstrucción de la historia del ecosistema a través de la paleoecología es indispensable para ello ya que da muestra de la relación entre cambios climáticos y antrópicos en la variación de la vegetación, dilucidando posibles estrategias que permitan manejar y conservar el páramo adecuadamente (Gutiérrez-Ayala et al., 2012).

3.4 PALEOECOLOGÍA Y PALEOBOTÁNICA, ESTUDIOS EN ECUADOR

La paleoecología busca reconstruir los ambientes pasados, meta que se puede lograr mediante la aplicación de disciplinas como la paleobotánica y dentro de esta la paleopalinología que se fundamenta en el estudio taxonómico de polen, esporas (Islebe, 1999) y palinomorfos no polínicos: esporas fúngicas, restos de invertebrados, cianobacterias (Musotto, Candel, Borromei, Ponce y Bianchinotti, 2018), entre otros. Para el presente estudio se analizó polen, esporas y carbón fósil para interpretar la evolución del paleoambiente de la zona.

Tanto las esporas como el polen son resistentes a la alteración física a través de los años (Villota, 2010) gracias a su capa externa (exina) compuesta por esporopolenina (Blackmore, Wortley, Skvarla y Rowley, 2007). Su conservación es posible en condiciones anaerobias, es por eso que la mayoría de estudios de polen del país han sido realizados con muestras de lagos, lagunas o turberas, como es el caso de este estudio (Parducci, Suyama, Lascoux y Bennett, 2005).

Estudios paleopalinológicos en la parte sur del país revelan que la zona Andina ha sido afectada por el enfriamiento producido durante el Pleistoceno. Muestra de esto es el estudio realizado por Niemann y Behling (2007) donde se había registrado hace 20.100 años cal AP un clima más frío y húmedo donde predominaba el género Poaceae y la especie *Plantago rigida*.

Este enfriamiento también fue registrado por Bush et al. (1990) durante el último período glacial a través de registros de fluctuaciones en la altura de los cinturones de vegetación evidenciados con la presencia de taxa de bosque montano (*Alnus* y *Podocarpus*) a elevaciones de 1100 m.s.n.m. en San Juan Bosco e inclusive a 970 m.s.n.m. en Mera, mientras que actualmente este tipo de ecosistema se encuentra ubicado a alturas entre los 2.900 a 3.300 m.s.n.m. Lo que sugiere que a mediados del último período glacial el enfriamiento fue de alrededor de 7.5°C menos que la actualidad (Bush et al., 1990).

Otros estudios realizados en el páramo del Parque Nacional Cajas a 3.700 m.s.n.m., indican que las condiciones durante el último período glacial (17.000 a 11.000 años calibrados AP) resultaban ser más frías y húmedas que las actuales (Hansen et al., 2003), lo mismo que sucedía en la cordillera oriental al norte del Perú desde 13.478 a 11.480 con la diferencia que las condiciones se volvieron más áridas en lugar de húmedas.

Entre los estudios paleopalinológicos algunos también analizan la actividad antropogénica, en los Andes durante el Pleistoceno y Holoceno (Niemann y Behling, 2007; Villota, León-Yáñez, y Behling, 2012; Boada, 2013; Villota y Behling, 2013; Défaz, 2016; Villota, Behling y León-Yáñez, 2017).

Como resultado de estos estudios en Ecuador se ha encontrado que en Loja ha existido actividad humana desde el Holoceno medio en “El Tiro” (Niemann y Behling, 2007) y en Jimbura (Villota, León-Yáñez, y Behling, 2012); en Zamora Chinchipe, en “El Cristal” (Villota y Behling, 2013). Registros de actividad humana durante el Holoceno tardío se registran en Pichincha en el “Guagua Pichincha” (Boada, 2013), en Chimborazo (Défaz, 2016).

Un estudio realizado en la Reserva de la Biosfera del Macizo de El Cajas. (Jantz y Behling, 2011) encontró alta abundancia de partículas de carbón desde el Holoceno

temprano, este registro se asume como indicios de actividad antrópica. Sin embargo un estudio reciente refuta que se pueda determinar presencia humana utilizando solamente las partículas de carbón, alega que es necesario que exista también presencia de taxa indicadores de presencia humana (Frederick, Brunelle, Morrison, Crespo y Johnson, 2018).

En cuanto al clima y la vegetación vemos que cada zona de estudio difiere en las condiciones climáticas a las que se enfrenta y difiere en la composición de vegetación a través del tiempo (Niemann y Behling, 2007; Boada, 2013; Villota, León-Yáñez, y Behling, 2012; Villota y Behling, 2014; Défaz, 2016; Villota, Behling y León-Yáñez, 2017); a pesar de esto hay eventos climáticos que se repiten en varias localidades como el Óptimo Climático Medieval (OCM). Esta variación entre localidades y la posibilidad de encontrar eventos climáticos mundiales es lo que impulsa a continuar con el estudio de la paleoecología y paleobotánica en diferentes puntos del país y llegar a elaborar planes de conservación a cada zona. Por esto este estudio se enfoca en el aporte de la reconstrucción de la vegetación durante el Holoceno medio y tardío en una de las lagunas del PNC.

En el PNC encontramos estudios de polen actual donde se realiza una evaluación de la relación entre la vegetación y el polen (Hagemans et al., en prep.) y estudios sobre la interacción planta-polinizador, un ejemplo es el estudio de planta-colibrí en el PNC (Nieto y Silva, 2012). Estos estudios aportan a la explicación del por qué algunos taxa tienen mayor o menor representación en los sedimentos que se analizan en los estudios paleopalinológicos ya que hay variaciones en la representación de los taxa botánicos en los diagramas polínicos por el tipo de dispersión del polen.

3.5 OBJETIVOS

3.5.1 OBJETIVO GENERAL

- Reconstruir la historia de la vegetación, el clima y del impacto humano durante el Holoceno medio y tardío en la zona del Páramo del Cajas, Cuenca – Ecuador.

3.5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la vegetación y el clima existente a lo largo del Holoceno medio y tardío en el páramo del Cajas en base al análisis de polen y esporas fósiles presentes en el sedimento lacustre.
- Identificar la existencia de impacto humano en la zona de estudio durante el Holoceno medio y tardío sobre la base del registro de carbón fósil y el polen de plantas cultivadas.
- Analizar la historia de la vegetación y el clima en el Páramo del Cajas en relación con otras localidades altoandinas en los últimos 6.550 años AP.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

4.1.1 UBICACIÓN

El sitio de estudio (Figura 1), se encuentra ubicado en el páramo del Parque Nacional Cajas (PNC), provincia de Azuay, en el flanco este de la Cordillera Occidental de los Andes ecuatorianos con influencia del valle interandino. El área total del PNC comprende aproximadamente 28.544 hectáreas (Minga et al., 2016) con un rango altitudinal de 3.160 a 4.450 m.s.n.m., siendo el punto más alto el llamado “Cerro Arquitecto” (Ministerio del Ambiente, 2018). El sitio de estudio corresponde a un valle en forma de “U” de origen glaciar, ubicado a 3.935 m.s.n.m. donde se encuentra la laguna de la que fue tomada la muestra de sedimento para el análisis palinológico (Laguna Pequeña Cajas, LPC) a 2°47'16,65” S; 79°12'37,92” W. Próximas a esta laguna se encuentran dos lagunas más, una laguna pequeña y una laguna más grande llamada Caballo Shayana. Cerca al sitio se hallan dos caminos: la carretera de primer orden Cuenca-Molleturo-Naranjal (Figura 2 y 3) y el Ingañan construido por los incas.

4.1.2 GEOLOGÍA

El PNC está ubicado en los Andes del Sur del Ecuador, es parte de la Depresión Cuenca-Girón (Jantz, Homeier, León-Yáñez, Moscoso y Behling, 2013). Los Andes del sur no alcanzan la línea de glaciar actual; sin embargo, en el Pleistoceno, durante el último máximo glaciar, existieron glaciares que cubrían aproximadamente 400 km² del PNC sobre los 2.800 m.s.n.m. (Smith, Mark y Rodbell, 2008), que con su expansión y retirada esculpieron la topografía actual del Cajas. Como constancia de estos eventos quedan conos y vertientes de escombros rocosos (Winckell, Zebrowski y Sourdat, 1997), valles en forma de “U”, múltiples cuerpos de agua que suman aproximadamente 767 (Anexo 1), de los cuales 235 son lagos permanentes (Buytaert et al., 2006). Además, se encuentran morrenas, hondonadas frecuentes y riscos abruptos (Hansen et al., 2003; Minga et al., 2016).

4.1.3 SUELOS

Los suelos de los páramos del sur del país son conocidos como Andosoles no alofánicos (Asanza y Barahona, 2015), son suelos con pH ácido, con cantidades variables de ceniza volcánica antigua de granulometría fina (Winckell et al., 1997). Poseen más del 20% de materia orgánica y pocas cantidades de fósforo y potasio disponible. (Minga et al., 2016).

Los Andosoles no alofánicos son propios de climas fríos, poseen alta humedad, pudiendo almacenar alrededor del 200% de agua (Podwojewski y Poulénard, 2000) y acumulan grandes cantidades de carbono.

Estas características tan propias de los suelos del PNC parecen reflejarse en las características singulares de la flora del Cajas (Minga et al., 2016).

4.1.4 CLIMA

El clima del flanco Este de la cordillera del PNC está influenciado por el aire húmedo y cálido proveniente de la región Amazónica (Niemann y Behling, 2007), mientras que el del flanco Oeste está influenciado por las corrientes marinas, especialmente por la Corriente cálida de El Niño, lo que para el PNC significa precipitaciones más altas que los páramos del Sur del Ecuador y norte del Perú (Ministerio del Ambiente, 2018). La precipitación media anual en el PNC es de 1.200 mm (Hansen et al., 2003). El páramo del PNC presenta una alta oscilación térmica diaria con valores mínimos de -2°C, y máximos de 18°C (Minga et al., 2016).

4.1.5 VEGETACIÓN ACTUAL

La vegetación del PNC puede clasificarse relacionándola con rangos altitudinales (Minga et al., 2016):

1. 2.900–3.100 a 3.400–3.500 m.s.n.m.: predominan árboles de hasta 20 m de altura, principalmente de Melastomataceae y *Hedyosmum* con abundancia de lianas, bejucos y epífitas, principalmente Bromeliaceae en el dosel.

2. 3.500 a 3.900–4.000 m.s.n.m.: la vegetación se transforma en páramo abierto con pajonales y parches de *Polylepis*.
3. Por encima de 3.900 o 4.000 m.s.n.m.: el páramo de pajonal predomina junto con almohadillas, *Puya hamata* y *Puya clava-herculis*, mientras que los arbustos se vuelven menos abundantes

El sitio de estudio se enmarca en el segundo rango altitudinal como podemos observar en el inventario realizado en el año 2013 por León-Yáñez, donde se evaluó la vegetación cercana al sitio de estudio de esta disertación mediante 6 cuadrantes de vegetación de 5m x 5m, de los cuales tres están ubicados en pendiente y tres en valle.

La vegetación de valle posee mayor riqueza (68 especies, agrupadas en 20 familias) que la de pendiente (51 especies, agrupadas en 16 familias). En ambas las familias con mayor número de especies fueron: Asteraceae con 15 especies en valle y 20 en pendiente, Poaceae con 13 en valle y 5 en pendiente, Cyperaceae con 7 en valle y 4 en pendiente, Gentianaceae con 5 en valle y 4 en pendiente y Ericaceae con 4 en valle y 3 en pendiente.

En el inventario realizado por León-Yáñez (2013) también se señala que en la vegetación de valle existe abundancia de Poaceae con un 26% de cobertura (incluyendo *Bromus lanatus*, *Calamagrostis intermedia*, *Cortaderia sericantha*, *Neurolepis villosa*, *Paspalum bonplandianum*, *Aciachne pulvinata*, *Elymus* spp.), seguida por Plantaginaceae con 24%, representada por almohadillas de *Plantago rigida*, Cyperaceae con 14% (incluyendo a *Carex*, *Distichia*, *Oreobolus* y *Uncinia*) y Asteraceae con 12% (incluyendo los géneros: *Baccharis*, *Cotula*, *Cuatrecasasiella*, *Erigeron*, *Hypochaeris*, *Loricaria*, *Oritrophium*, *Plagiocheilus*, *Senecio* y *Werneria*), Geraniaceae con 6% representado por *Geranium*, Ericaceae con ca. 5% (incluyendo a *Disterigma*, *Gaultheria*, *Pernettya*, *Vaccinium*), Gentianaceae con 2% (incluyendo a *Gentiana*, *Gentianella* y *Halenia*), finalmente, con porcentajes menores a 2%, ordenadas de mayor a menor, encontramos a Rosaceae (*Lachemilla*), Phrymaceae (*Mimulus*), Orobanchaceae (*Castilleja*), Valerianaceae (*Valeriana microphylla*), Hypericaceae (*Hypericum*), Violaceae (*Viola*), Rubiaceae (*Nertera*), Ranunculaceae (*Ranunculus*), Eriocaulaceae (*Paepalanthus*), Iridaceae (*Sisyrhynchium*), Isoetaceae (*Isoëtes*) y Elatinaceae (*Elatine*).

En la vegetación de pendiente hay abundancia de Poaceae con un 56% de cobertura (incluyendo: *Calamagrostis*, *Paspalum* y *Agrostis*), seguida por Bromeliaceae con 5% de

cobertura, representada por *Puya*, Cyperaceae con 4% (incluyendo: *Carex*, *Oreobolus* y *Uncinia*), Geraniaceae con 4%, representada por *Geranium*, Asteraceae con 3% (incluyendo: *Aphanactis*, *Baccharis*, *Diplostephium*, *Dorobaea*, *Gnaphalium*, *Gynoxys*, *Hypochaeris*, *Oritrophium*, *Pentacalia*, *Senecio*, *Werneria* y *Xenophyllum*), Rubiaceae con casi 3% representada por *Arcytophyllum* y, finalmente, con cobertura menor a 2%, ordenadas en orden descendente encontramos a Ericaceae (*Disterigma*, *Gaulteria* y *Pernettya*), Melastomataceae (*Miconia*), Valerianaceae (*Valeriana*), Rosaceae (*Lachemilla*), Lamiaceae (*Clinopodium*), Apiaceae (*Azorella* y *Eryngium*), Scrophulariaceae (*Sibthorpia*), Gentianaceae (*Gentiana*, *Gentianella* y *Halenia*), Hypericaceae (*Hypericum*) y Fabaceae (*Lupinus*).

Además de la vegetación propia del lugar se encontraron plantaciones de pino y eucalipto en las inmediaciones del PNC a aproximadamente 3.100 m.s.n.m. (Hagemans et al., en prep.).

4.1.6 ASENTAMIENTOS HUMANOS

En la provincia de Azuay se registran dos culturas locales principales: Cañaris, que se conciben como descendientes de la Serpiente y la Guacamaya (Ortega Heras y Atancuri Pacurucu, 2011) e Incas, autodenominados descendientes del Sol. Además, se han definido dos episodios de ocupación en Cubilán en las cercanías de Oña, de lo que se piensa eran pueblos nómadas, el primero a finales del Pleistoceno, entre 10.700 y 10.000 años a.C. (8.750–8.050 años cal AP) y el segundo durante el Holoceno temprano, entre los 8.600 y 7.900 años a.C. (6.650–5.950 años cal AP) (Stohtert y Sánchez Mosquera, 2011).

4.1.6.1 CAÑARIS

El pueblo Cañari en el período de Integración (400 hasta 1.500 años d.C o 1.550 hasta 450 años cal AP) (Pareja, 1979; Montes y Martínez, 2010) habitó el territorio que actualmente pertenece a las provincias de Cañar, Azuay y sur de Chimborazo (Ortega Heras y Atancuri Pacurucu, 2011). Dentro de este territorio existían señoríos étnicos: Hatun Cañar o Ingapirca al norte -considerado el centro religioso, político y administrativo (Ortega Heras y Atancuri Pacurucu, 2011)-, Molleturo (incluía Tomebamba y el área sobre el río Paute hacia la costa ecuatoriana) con evidencias arqueológicas en la zona alta de

Molleturo (Ministerio del Ambiente, 2018), Cañaribamba (ubicada sobre el río Jubones), Taday-Pindilig (como límite los ríos Burgay y Paute) y Sisgsig (sobre el río Santa Bárbara) (Ontaneda, 2010).

Los Cañaris veneraban principalmente a la luna (Pareja, 1979) y a las lagunas, estas últimas por su relación con el mito de origen del pueblo, además de otras formas naturales (Ontaneda, 2010). La importancia de las lagunas en esta cultura se ve en la conformación de sus asentamientos, es así que, todos los señoríos estaban asociados con lagunas.

4.2 TRABAJO DE CAMPO

4.2.1 COLECTA DE SEDIMENTO

Para la realización del análisis palinológico se ubicó una laguna pequeña dentro del PNC. La laguna pequeña Cajas, ubicada a una altura de 3.935 m.s.n.m. (S 2°47'16,65"; W 79°12'37,92"), junto a la laguna Caballo Shayana, cerca al camino tradicional de los arrieros; próxima a la carretera Cuenca – Molleturo – Naranjal en el kilómetro 30 (Anhalzer, 2005).

De la Laguna Pequeña Cajas (LPC) se extrajeron tres fragmentos de sedimento de tierra de 50 cm (Figura 4) denominados “CAJ”, utilizando una barrena de perforación (Russian corer). A cada porción del sedimento tomado se lo cubrió con plástico protector, y fueron trasladados al laboratorio de Botánica Andina y Paleoecología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE), donde se los almacenó en un cuarto oscuro a 4°C para evitar su contaminación y favorecer su preservación.

4.3 TRABAJO DE LABORATORIO

4.3.1 ESTRATIGRAFÍA

Una vez colectado el sedimento (CAJ) se realizó una revisión detallada de la estratigrafía, registrando características como material constitutivo, color y presencia de materia orgánica.

4.3.2 DATAACIONES

Del sedimento colectado (CAJ), se obtuvieron 3 muestras a profundidades de 51 cm, 115 cm y 149 cm, las cuales fueron enviadas al laboratorio Beta Analytic en Miami, EEUU para obtener la edad del sedimento mediante dataciones con radiocarbono ^{14}C por medio de un Acelerador de Espectrometría de Masas, o AMS por sus siglas en inglés. Se asumió que la parte superior del sedimento correspondía a la actualidad (2013).

Todas las edades calibradas fueron calculadas utilizando la vida media de Libby de 5.568 años y corregidas para la fracción isotópica total, se expresan en años calibrados antes del presente (años cal AP), teniendo en cuenta al año 1.950 como el “presente”.

4.3.3 PROCESAMIENTO QUÍMICO

A lo largo del sedimento se tomaron 76 submuestras de 1 cm^3 cada dos centímetros, con excepción de las dos primeras y la última que fueron tomadas a los 0.5 cm, 2 cm y 149,5 cm. A cada submuestra se le agregó 1 tableta de un número conocido de esporas (20.848 ± 1.546) de *Lycopodium clavatum* (marcador) y a continuación se las sometió a un tratamiento químico estándar (Faegri e Iversen, 1989) (Anexo 2) para eliminar carbonatos, silicatos y tinturar polen y esporas. Los carbonatos fueron eliminados mediante ácido clorhídrico (HCl), los silicatos utilizando ácido fluorhídrico (HF) (González Rodríguez, Almendros García y Álvarez Álvarez, 2009); para tinturar la muestra (acetólisis), se deshidrató el material con ácido acético (CH_3COOOH) y se lo tinturó con una mezcla de ácido anhídrido acético ($(\text{CH}_3\text{C})_2\text{O}$) y ácido sulfúrico (Faegri e Iversen, 1989).

4.3.4 IDENTIFICACIÓN Y CONTEO DE POLEN, ESPORAS Y CARBÓN

Se realizó el conteo de 300 granos de polen por cada una de las 76 submuestras para lo cual se realizó al menos una placa por cada submuestra. Se utilizó glicerina sólida como base para montar el material en la placa y se la selló con laca; una vez secas se las observó al microscopio, generalmente, bajo el lente de 40x.

Durante la observación se clasificó y cuantificó el número de granos de polen, esporas (Anexo 3), partículas de carbón y marcadores en cada una de las placas obtenidas del sedimento CAJ de la siguiente manera:

- **Polen:** se cuantificaron y clasificaron taxonómicamente mínimo 300 granos de polen por submuestra.
- **Esporas:** se contabilizaron y clasificaron taxonómicamente todas las encontradas en cada submuestra durante el conteo de 300 granos de polen.
- **Carbón:** se cuantificaron partículas de carbón hasta contar 100 marcadores por submuestra y se clasificaron en dos rangos de tamaños: 10 a 100 μm (Carbón 1) y >100 μm (Carbón 2).
- **Marcadores:** contabilizados hasta encontrar mínimo 300 granos de polen.

La clasificación tanto del polen como de las esporas fue realizada según el taxón al que pertenecen con la finalidad de reconstruir la vegetación del pasado en la zona de estudio, mientras la clasificación de las partículas de carbón se efectuó para evaluar la presencia de quemadas locales (Carbón 2) y regionales en el ecosistema vegetal (Carbón 1). A su vez la cuantificación de los marcadores tiene dos funciones: la primera es calcular la concentración de polen y esporas de las submuestras tomadas, y la segunda para calcular la concentración de carbón. Ambas medidas son extrapoladas al sedimento colectado (Villota, 2010).

La identificación de los granos de polen y esporas se realizó a través de la publicación de Hooghiemstra (1984), la base de datos del Laboratorio de Botánica Andina y Paleoecología de la PUCE y la base de datos del Departamento de Palinología y Dinámica del Clima, Universidad de Göttingen (Behling, 1993). Mientras que, para la clasificación por rangos de tamaño de las partículas de carbón, se utilizó un lente con una regla incorporada. La regla tiene 100 divisiones, cada una representa 2.5 μm en el lente de 40x.

4.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los datos resultantes del conteo y la clasificación de polen, esporas y carbón fueron ingresados al programa estadístico EASY COUNT y exportados al software TGView,

donde se calculó: la concentración y la tasa de acumulación de polen y carbón; y los datos de polen fueron convertidos a porcentajes, en el mismo software se calculó la edad para cada una de las submuestras del sedimento, y se incorporó información sobre la estratigrafía para, en base a estos datos, obtener el diagrama de la representación gráfica de los porcentajes de carbón y taxa de polen y esporas mediante el software TILIAGRAPH (Villota, 2010; López, 2016).

Posteriormente, se realizó un análisis de conglomerados (CONISS, abreviatura para Stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares) para definir las zonas estratigráficas. Para establecer una zona el programa agrupa los datos que muestran una abundancia polínica similar (composición vegetal similar) y delimita espacialmente en el diagrama los cambios significativos en la composición vegetal (Grimm, 1987; Villota, 2010; Frederick et al., 2018). Con esto, se buscó evidenciar las diferencias climáticas que se presume, existieron durante el período estudiado.

4.5 DIAGRAMA DE TAXA DE POLEN Y ESPORAS Y DIAGRAMA DE SUMATORIA POR ECOSISTEMA

Para ambos diagramas se agruparon los taxa de polen y esporas por ecosistema, basándonos en estudios previos de Jantz y Behling (2011), Boada (2013), Villota, León-Yáñez y Behling (2015), López (2016) y Défaz (2016). Los valores de cada taxa representados en el diagrama se encuentran en porcentaje calculado en base al total de granos de polen por cada submuestra tomada del sedimento “CAJ”.

5. RESULTADOS

5.1 ESTRATIGRAFÍA

El núcleo de sedimento Cajas (CAJ) de longitud 150 cm (Figura 4) está compuesto principalmente de materia orgánica descompuesta o altamente descompuesta en la parte superior y media, mientras que la parte inferior está formada por ceniza y arcilla,. A continuación, se encuentra la descripción de la estratigrafía presente en el diagrama polínico, un mayor detalle de la estratigrafía se puede apreciar en la Tabla 2.

5.2 CRONOLOGÍA

La cronología de CAJ está determinada por 3 dataciones de radiocarbono a una profundidad de 149 cm, 115 cm y 51 cm. La datación ubicada a 149 cm de profundidad (a un centímetro de la base) nos indica la edad más antigua del sedimento que es de 6.490 ± 30 años, la extrapolación determina una edad de 7.368 ± 58 años calibrados AP, lo que indica que el sedimento corresponde al Holoceno Medio (ca. 8.000–3.000 cal años AP) y Tardío (ca. 3.000–presente). La segunda datación realizada a 115 cm. de profundidad tiene una edad calibrada de ~ 5.618 años cal AP, mientras que la tercera tomada de los 51 cm. presenta una edad calibrada de ~ 1.486 años AP (Figura 5, Tabla 3).

La tasa de sedimentación en promedio es de 0,21 mm/año, varía entre 0,15 y 0,33 mm/año. En detalle, en la subzona CAJ 1A (entre los años ~ 6.545 a 6.132 cal AP), en CAJ 1B la tasa de sedimentación es de 0,17 mm/año entre los ~ 6.132 a 5.489 años cal AP, en las zonas 2 y 3 entre ~ 5.489 a 2.906 años cal AP y en la subzona CAJ 4A la tasa es de sedimentación es de 0,15 mm/año (~ 2.906 a 1.744 años cal AP), mientras que en la subzona 4B y en la zona CAJ 5 la tasa de sedimentación es de 0,33 mm/año entre los 1.744 al presente.

5.3 ZONIFICACIÓN

El dendrograma producido por CONISS sugiere 5 zonas temporales: CAJ 1 con dos subzonas CAJ 1A y CAJ 1B; CAJ 2; CAJ 3 con dos subzonas CAJ 3A y CAJ 3B; CAJ 4 con dos subzonas CAJ 4A y CAJ 4B y CAJ 5 (Figura 6 y 7, Anexo 4).

5.4 DESCRIPCIÓN DEL DIAGRAMA

El diagrama de grupos (Figura 6) incluye los taxa más abundantes (con porcentajes mayores a 2% de representación), con excepción de Chenopodiaceae/Amaranthaceae que presentó un porcentaje menor (1%), en el diagrama se encuentra sobreexpresado (x4) para poder observarlo. A estos taxa se los ha agrupado en 5 ecosistemas (Tabla 4): Bosque Montano Bajo (BMB), Bosque Montano Alto (BMA), Subpáramo (S), Páramo (P), Intervención humana (H), Lycophytas (LYC). El ecosistema Páramo es el predominante en todas las zonas por sobre el resto de grupos ecológicos anteriormente mencionados.

En el diagrama de sumas se representa la sumatoria de los porcentajes de todos los taxa de cada ecosistema, así como la concentración y la tasa de acumulación de polen y carbón. En este diagrama consta también el dendrograma producido por el CONISS en base al cual se determinaron cinco zonas temporales diferentes (Figura 7).

En el núcleo de sedimento CAJ la concentración y la tasa de acumulación de polen varían entre 7.158 – 49.247 granos/cm³ y 114 – 763 polen/cm³/año, respectivamente. La concentración calculada para las dos clasificaciones por tamaño de partículas de carbón: C1 (10–100µm) y C2 (>100µm) varían entre 16.678 – 306.257 y 208 – 13.134 partículas/cm³, respectivamente. La tasa de acumulación de C1 (10 y 100µm) varía entre 294–8.889 y la de C2 (> 100µ), entre 3 – 432 partículas/cm³/año (Figura 7).

Las zonas temporales se detallan a continuación: primero se describe la fracción de sedimento que abarca cada zona, el período de tiempo a la que esta fracción corresponde, y una descripción general de los porcentajes (abundancia) que tiene cada grupo ecológico dentro de cada zona; luego se incluye una descripción de los porcentajes de cada uno de los taxa pertenecientes a estos grupos ecológicos.

Cabe mencionar que tanto de 150 a 133 cm (ca. 7.420 a 6.550 años cal AP, 9 muestras) y de 18 a 0 cm (ca. 484 a -63 años cal AP) no se pudo realizar el conteo ya que no se conservó la suficiente cantidad de restos fósiles en el material.

Cajas 1 (CAJ 1) (133–125 cm, ca. 6.545 – 5.489 años cal AP, 4 muestras) contiene 2 subzonas CAJ 1A y CAJ 1B que se detallan a continuación:

CAJ 1A (133–125 cm, ca. 6.545 – 6.133 años cal AP, 4 muestras). El Páramo (33–45%) es el grupo ecológico más representativo en esta zona, sin embargo, el porcentaje que alcanza es el más bajo de todas las cinco zonas definidas, al igual que sucede con el Subpáramo (6–12%). Por el contrario, el Bosque Montano Alto (35–41%) alcanza el pico más alto de representación en esta zona. El Bosque Montano Bajo (11–13%) es mayor en su representación en comparación a CAJ 1B. Los taxa de Intervención Humana no tienen representación ni en CAJ 1A ni en CAJ 1B, a diferencia de *Phlegmariurus* que en CAJ 1A alcanza valores entre 7 y 14% e *Isoëtes* entre 29–43%.

El Páramo (Par) está representado por Poaceae (19–28%) que es el taxa con mayor representación en este grupo ecológico, le sigue Cyperaceae (11–17%) que en esta subzona alcanza el mayor porcentaje de todas las zonas, Ranunculaceae (1–3%), *Plantago* (1–2%), Apiaceae y Gentianaceae (1%), no hay presencia de Brassicaceae, Caryophyllaceae ni Valerianaceae. En esta zona la representación del Subpáramo (SPA) es baja, el taxa más destacado es Calceolariaceae con 5%, a continuación, tenemos a Bromeliaceae tipo *Puya*, y *Polylepis/Acaena* (1–3%), le sigue Asteraceae (2–3%) y 1% Fabaceae tipo *Lupinus* junto con Ericaceae. *Hypericum* está ausente en esta subzona. El Bosque Montano Alto (BMA) está bien representado en CAJ 1A y dentro de este *Alnus acuminata* (17–29%), seguido por el valor más alto de *Podocarpus* en el sedimento: 9–12%, también encontramos a *Hedyosmum* (3–4%), seguido por Melastomataceae (1–2%) y los taxa: *Vallea stipularis* y *Weinmannia* (2%) y *Myrica* (1%). El Bosque Montano Bajo (BMB) en esta zona *Acalypha* y Moraceae/Urticaceae alcanzan valores de 1–5%, mientras que *Piper* alcanza 2–4%. No hay presencia de Chenopodiaceae/Amaranthaceae que representa a Intervención Humana (IH). *Isoëtes* (30–43%) alcanza su porcentaje máximo en todo el sedimento, mientras que *Phlegmariurus* registra un porcentaje de 7–14%.

CAJ 1B (125–113 cm, ca. 6.133 – 5.489 años cal AP, 6 muestras). El PAR presenta un mayor porcentaje respecto a CAJ 1A (36–50%). El SPA (8–13%) se mantiene constante, el BMA (31–46%) aumenta y BMB (6–10%) no presenta mayor variación. El páramo en CAJ 1B se caracteriza por poseer un valor de Poaceae ligeramente mayor que la subzona anterior 18–32%), viene después Cyperaceae con 5–10%, a continuación, *Plantago* (1–6%), Apiaceae (1–4%), Ranunculaceae (1–3%), Gentianaceae y *Valeriana* (1–2%), mientras que Caryophyllaceae y Brassicaceae presentan los porcentajes más bajos

(1%). Los taxa del SPA no difieren mucho de CAJ 1B, tenemos a Asteraceae (3–6%), *Polylepis/Acaena* (2–6%) a Bromeliaceae tipo *Puya* y Fabaceae tipo *Lupinus* con 1 a 2%, y Ericaceae e *Hypericum* con 1%, sin embargo, los valores de Calceolariaceae sí cambian, pasa del 5% de CAJ 1A a estar ausente en esta subzona. El BMA no tiene mucha variación tampoco, encontramos un nivel relativamente alto de *Alnus acuminata* (21–27%), mientras *Podocarpus* (4–10%) disminuye, *Weinmannia* representa el 1%, se incrementa ligeramente la abundancia de Melastomataceae (1–3%), mientras que *Hedyosmum* (2–4%), *Vallea stipularis* (1–2%) y *Myrica* (1%) se mantienen. El BMB mantiene valores similares a los de la subzona anterior, Moraceae/Urticaceae (Mor/Urt) con 1–4%, *Acalypha* con 1–5% y *Piper* con 1–3%. Chenopodiaceae/Amaranthaceae (Chen/Amar) no está presente en esta zona, *Phlegmariurus* (2–8%) disminuye en esta zona e *Isoëtes* (3–97%) aumenta fuertemente con respecto a CAJ 1A.

Zona Cajas 2 (CAJ 2) (113 – 99 cm, ca. 5.488 – 4.585 años cal AP, 7 muestras). El Páramo aumenta su representación a 43–68% en CAJ 2. El SPA (10–23%) aumenta, al contrario del BMA que disminuye (13–26%), la abundancia de taxa del BMB aumenta a 5–18%. No hay presencia de taxa de Intervención Humana (IH) y por último LYC disminuye sus valores drásticamente (1–3%).

En el PAR, Poaceae (17–34%) aumenta ligeramente, en contraste con Apiaceae que tiene un aumento significativo de 1 a 4% pasa a tomar valores de 2–28% y alcanza en esta zona su pico más alto. Otros taxa que aumentan en CAJ 3 son *Plantago* (2–12%), Caryophyllaceae (1–8%), Gentianaceae (1–3%) y Brassicaceae (1–2%). Al contrario, los taxa Cyperaceae (1–7%), *Valeriana* y Ranunculaceae (1%) disminuyen en representación en esta zona. En el SPA los taxa Calceolariaceae y Ericaceae están ausentes. Con respecto a CAJ 1, los taxa Fabaceae tipo *Lupinus* (1–9%), *Polylepis/Acaena* (2–7%), Asteraceae (3–11%) e *Hypericum* (2–4%) han aumentado y hay una leve disminución de Bromeliaceae tipo *Puya* (1%). El BMA disminuye, principalmente por la disminución de *Alnus acuminata* (3–7%), sin embargo, Melastomataceae (2–7%) y *V. stipularis* (1–7%), y *Weinmannia* (1–2%) aumentan con respecto a CAJ 1B. *Myrica*. (1%) se mantiene. El BMB aumenta la representación de *Acalypha* (2–8%), Mor/Urt (1–8%) y *Piper* (1–4%). No se observa representación del taxa que indica IH. Disminuye drásticamente el porcentaje de LYC tanto *Phlegmariurus* (1–3%) como de *Isoëtes* (1–2%).

Zona Cajas 3 (CAJ 3) (99 – 73 cm, ca. 4.585 – 2.906 años cal AP, 13 muestras) contiene 2 subzonas CAJ 3A y CAJ 3B las cuales se detallan a continuación:

Cajas 3A (CAJ 3A) (99 – 73 cm, ca. 4.585 – 3.681 años cal AP, 7 muestras) al compararla con CAJ 2, CAJ 3A permanece constante en porcentaje de Páramo (43–69%); el SPA (6–20%) es ligeramente menos abundante al igual que el BMA (12–25%). El BMB (5–19%) permanece constante. Las esporas de Lycophytas (2–39%) presentan un aumento significativo, y los taxa de IH están ausentes. El PAR está representado principalmente por Poaceae (23–46%). Cyperaceae (7–11%) aumenta su abundancia. Mientras que para Gentianaceae (1–3%) y *Valeriana* (1–2%) se registran valores constantes. En el SPA Asteraceae (2–11%) permanece con valores constantes, respecto a CAJ 2, mientras que Bromeliaceae tipo *Puya* (1–2%), Calceolariaceae y Ericaceae (1%) aumentan su abundancia. Fabaceae tipo *Lupinus* (1–2%) y *Polylepis/Acaena* (2–5%) disminuyen su abundancia. En el BMA *A. acuminata* (1–11%), *Hedyosmum* (1–4%), *Myrica* (1–3%) *Weinmannia* (1–3%), Melastomataceae y *V. stipularis* (1–6%) aumentan su representación en CAJ 3A. Mientras que *Podocarpus* (1–4%) disminuye ligeramente su abundancia en relación a la zona anterior. Los taxa de BMB: *Acalypha* (2–8%) y *Piper* (1–4%) y Mor/Urt (1–7%) permanecen constantes. Los taxa de intervención humana Chen/Amar permanecen ausentes. *Phlegmariurus* (10–39%) aumenta en relación a las zonas anteriores. En tanto que *Isoetes* (2–5%) presenta un leve aumento con respecto a la zona anterior.

Cajas 3B (CAJ 3B) (85 – 73 cm, ca. 3.681 – 2.906 años cal AP, 6 muestras). El PAR (43–56%) continúa siendo el grupo ecológico más frecuente en esta zona, el SPA (15–22%) se mantiene constante en relación a CAJ 3A, BMA (16–29%) presenta un leve aumento y el BMB (5–8%) disminuye. En el PAR, Cayophyllaceae (1–2%) vuelve a aparecer; Poaceae (20–28%), Cyperaceae (7–17%), *Plantago* (2–8%), Apiaceae (1–8%), Gentianaceae (1–4%), *Valeriana* (1%) y Brassicaceae (1%) disminuyen. Ranunculaceae (1%) permanece constante. En el SPA *Polylepis – Acaena* (2–7%), Asteraceae (9–12%), Fabaceae tipo *Lupinus* (1%), Calceolariaceae (1–2%), Bromeliaceae tipo *Puya* (1–3%), Ericaceae (1–2%), e *Hypericum* (1–3%) permanecen con porcentajes muy cercanos a los registrados en CAJ 3A. En el BMA únicamente *Hedyosmum* (3–6%) aumenta su abundancia en el BMA, al contrario *V. stipularis* (1–2%) y *Myrica* (1%) muestran una disminución en su abundancia, los taxa restantes permanecen con valores similares a los de CAJ 3A: *A. acuminata* (2–11%), *Podocarpus* (2–4%), Melastomataceae (1–6%) y

Weinmannia (1–2%). En el BMB *Piper* (1–3%) permanece constante en su porcentaje, mientras que *Mor/Urt* (1–4%) y *Acalypha* (1–3%) disminuyen respecto a CAJ 3A. *Chenopodiaceae*, taxa de intervención humana aparece por primera vez en esta subzona con un porcentaje bajo (1%). *Phlegmariurus* (14–46%) alcanza su mayor valor en esta subzona e *Isoëtes* (1–3%) tiene valores similares a CAJ 3A.

Zona Cajas 4 (CAJ 4) (73 – 43 cm, ca. 2.906 – 1.243 años cal AP, 15 muestras) contiene 2 subzonas CAJ 4A y CAJ 4B. Detalladas a continuación:

Cajas 4A (CAJ 4A) (73 – 55 cm, ca. 2906 – 1744 años cal AP, 9 muestras) muestra una mayor representación de Páramo hacia el final (35–54%) registrando en esta zona los valores más altos. La abundancia de taxa de Subpáramo (7–15%) disminuye en comparación con CAJ 3. El Bosque Montano Alto (26–41%) dobla su abundancia en esta zona y el BMB (4–12%) también aumenta. El PAR está constituido principalmente por *Poaceae* (19–40%) que ha aumentado su abundancia con respecto a CAJ 3B, le sigue *Cyperaceae* (5–12%), *Plantago* (2–9%) y *Valeriana* (1–2%), *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Gentianaceae* y *Ranunculaceae* (1–2%) permanecen constantes. *Brassicaceae* (1%) permanece con una abundancia similar a la de CAJ 3B. En el SPA el taxón con mayor representación es *Asteraceae* (2–9%), seguido por *Polylepis/Acaena* (1–9%), *Fabaceae* tipo *Lupinus* y *Bromeliaceae* tipo *Puya* con 1–2%. *Ericaceae* (1%) y *Calceolariaceae* (1%). El BMA en CAJ 4A se encuentra mayormente representado por *A. acuminata* (12–27%). Con respecto a CAJ 3 los taxa *Myrica* (1–4%), *Weinmannia* (1–8%), *Hedyosmum* (2–8%) y *V. stipularis* (1–5%) aumentan su abundancia. Los 3 taxa pertenecientes a BMB permanecen con valores similares a los de la zona anterior: *Mor/Urt* (2–6%), *Acalypha* (1–4%) y *Piper* (1–2%). Disminuye *Phlegmariurus* (2–15%) e *Isoëtes* (1–2%). *Chen/Amar* (1%) mantiene la misma representación que en CAJ 3B.

Cajas 4B (CAJ 4B) (55 – 43 cm, ca. 1.744 – 1.243 años cal AP, 9 muestras). En esta subzona el PAR (47–73%) aumenta en porcentaje y alcanza el valor más alto de todas subzonas y zonas definidas para el sedimento. El SPA (2–15%) permanece constante, mientras que la abundancia de taxa de BMA (17–29%) disminuye. La representación de BMB (3–6%) disminuye. En el Páramo de CAJ 4B *Poaceae* (25–51%) alcanza el mayor porcentaje de todas las zonas y subzonas, *Cyperaceae* (14–23%) aumenta en su porcentaje respecto a CAJ 4A, al contrario, *Plantago* (3–6%) y *Valeriana* (1%) disminuyen y los taxa

Apiaceae (1–2%), Gentianaceae (1–2%), Ranunculaceae (1%), Caryophyllaceae (1%) y Brassicaceae (1%) permanecen con valores constantes. En el SPA Asteraceae (1–4%) y *Polylepis/Acaena* (2–3%) disminuyen su abundancia en el sedimento, mientras que los taxa Fabaceae tipo *Lupinus* (1%), Calceolariaceae (1–2%), Bromeliaceae tipo *Puya* (1–2%) no varían. *Hypericum* (1%) y Ericaceae (3–5%) aumentan su abundancia. El BMA *A. acuminata* (10–22%), *Hedyosmum* (1–3%) *Podocarpus* (1%) y *Weinmannia* (1–2%) disminuyen su abundancia. Melastomataceae (1–7%), *V. stipularis* (1–3%) y *Myrica* (1–3%) permanecen constantes. En cuanto los taxa de BMB, Moraceae/Urticaceae (1%) disminuye su abundancia, *Acalypha* (1–4%) y *Piper* (1–2%) permanecen constantes. *Isoëtes* (1%) y *Phlegmariurus* (4–15%) en esta subzona mantiene valores cercanos a los de CAJ 4A. Los taxa de intervención humana desaparecen en esta subzona.

Zona Cajas 5 (CAJ 5) (43 – 19 cm, ca. 1.243 – 514 años cal AP, 12 muestras) se caracteriza por poseer un alto porcentaje de Páramo (28 – 53%), seguido por Bosque Montano Alto (18–45%), Bosque Montano Bajo (8–23%), Subpáramo (6–17%) e Intervención humana (1%). Mientras que las esporas de Lycophytas representan un 1–14%. El PAR incluye principalmente a Poaceae (9–31%), Cyperaceae (4–14%), *Plantago* (3–10%), Valeriana (1–2%), Apiaceae (1–6%), Gentianaceae (1–2%) y en menor cantidad a Brassicaceae, Ranunculaceae con una abundancia de 1 a 3%, *Myrica* (1–2%) y Caryophyllaceae (1%). En relación a CAJ 5 Poaceae, Cyperaceae disminuyen su abundancia, mientras que Apiaceae, Brassicaceae, *Plantago* y Ranunculaceae aumentan, y Gentianaceae mantiene el mismo porcentaje de CAJ 5. El SPA contiene a Calceolariaceae (1–10%), Asteraceae (3–10%), Fabaceae tipo *Lupinus* taxa que presentan un porcentaje mayor a CAJ 4B. *Polylepis/Acaena* (1–4%) y Bromeliaceae tipo *Puya* (1%) permanecen con una representación constante con respecto a la subzona anterior, mientras que Ericaceae (1%) e *Hypericum* (1–2%) disminuyen. El BMA se compone en su mayoría de *A. acuminata* (9–33%), taxa que en esta zona toma sus valores máximos. La abundancia de *Myrica*, *Vallea stipularis* (1–6%) y *Hedyosmum* (1–5%), *Podocarpus* (1–3%) y *Weinmannia* (1–3%) aumenta en esta zona, al contrario de Melastomataceae (1–5%) taxa que disminuye. El grupo ecológico BMB presenta un aumento en la abundancia de todos los taxa respecto a CAJ 4B: *Piper* (2–8%), Moraceae/Urticaceae (3–8%) y *Acalypha* (1–7%). El taxa de intervención humana Chen/Amar (1%) aparece nuevamente en el sedimento. *Phlegmariurus* registra una abundancia de 2–14% e *Isoëtes* 1%.

6. DISCUSIÓN

Los análisis de los elementos fósiles: polen, esporas y carbón recuperados del núcleo de sedimento CAJ, extraído de la “Laguna Pequeña Cajas” en el Parque Nacional Cajas (PNC) dan muestra de la historia de la vegetación, las quemadas y el impacto humano comprendidas durante el Holoceno medio y tardío.

Basándonos en los registros de polen, se infiere que en la zona de estudio el ecosistema páramo ha estado bien establecido entre los ~6.545 hasta ~514 años cal AP, tiempo que contempla el estudio. La vegetación circundante a este ecosistema, durante este período, se compone por subpáramo (SPA), bosque montano alto (BMA) y bosque montano bajo (BMB) (Figura 6 y 7). A pesar que el páramo es siempre el ecosistema predominante, durante el Óptimo Climático Medieval (OCM) se evidencia el incremento en la representación de taxa de BMA y BMB, lo que corrobora la tendencia mundial de aumento de temperatura encontrada también en estudios realizados en el norte del Ecuador (Défaz, 2016; López, 2016).

Para la interpretación de los resultados polínicos es importante tener en cuenta los factores que influyen en la representación de polen en el núcleo de sedimento. Entre estos tenemos el tamaño de los lagos, la apertura del paisaje y el tipo de dispersión de polen (Jacobson y Bradshaw, 1981; Boada, 2013; Nates Parra, 2016).

Whitlock y Larsen (2001) mencionan que en núcleos recuperados de lagos pequeños solamente se encuentra representación de flora a nivel local (<100 m a la redonda). Sin embargo, en el páramo se evidencia la presencia de vegetación local y regional (>100 m a la redonda) como podemos evidenciar en varios estudios realizados en este ecosistema, en los cuales se registra vegetación de SPA, BMA y BMB (Jantz y Behling, 2011; Frederick et al., 2018). Esto puede deberse a que la apertura del paisaje del páramo (Jacobson y Bradshaw, 1981) es mayor en comparación con ecosistemas de bosque.

En cuanto al tipo de dispersión del polen, es importante tener en consideración que flores anemófilas tienen mayor probabilidad de estar representadas en el sedimento por la facilidad de dispersión de polen por viento, mientras que taxa que dependen de animales

para ser polinizados tienen una menor probabilidad (Hansen et al., 2003). Es así que en CAJ encontramos bajos porcentajes de *Hypericum* (Jantz et al., 2003), *Weinmannia*, *Vallea stipularis*, *Myrica*, Asteraceae, Bromeliaceae tipo *Puya*, Ericaceae y Orchidaceae taxa que dependen de polinizadores para su dispersión (Nieto y Silva, 2012; Nates Parra, 2016; Grossi, Gutiérrez, Marquez y Luján Luna, 2017) y al contrario taxa anemófilos presentaron mayor representación en CAJ (Poaceae, *Alnus acuminata*, *Acalypha*, Moraceae/Urticaceae).

Otro aspecto a tener en consideración con respecto a los tipos de dispersión de polen, es que no todos los taxa presentes en la zona de estudio van a estar representados en el núcleo de sedimento. Muestra de esto es la diferencia entre el número de familias botánicas registradas en el sedimento CAJ al analizar el polen y las encontradas en los cuadrantes de vegetación realizados en las inmediaciones del sitio donde se colectó el sedimento; siendo mayor el número de taxa registrados en el sedimento (39 familias) al número registrado en los cuadrantes de vegetación (24 familias entre pendiente y valle). Esto se debe a la presencia de taxa de otros ecosistemas (Bosque Montano Alto, Bosque Montano Bajo y Subpáramo) en el núcleo de sedimento, como también se evidencia en otros estudios (Niemann y Behling, 2007; Rodríguez y Behling, 2012; Villota, León-Yáñez y Behling, 2013).

En relación al sedimento analizado, en los últimos 18 centímetros (132–150 cm) correspondientes a ~7.420 a 6.550 años cal AP (Holoceno medio) y en los primeros 20 centímetros que datan de ~514 a -63 años cal AP (Holoceno tardío) no se pudo contar el número de restos fósiles necesarios para el análisis debido a que no se conservaron en suficiente cantidad (figura 6 y 7).

Los últimos 18 centímetros (~7.420 a 6.550 años cal AP) están compuestos de tefra (restos volcánicos) y arcilla, lo que explicaría la baja representación de polen en este período. Esta capa coincide con la encontrada en el estudio realizado por Rodbell, Bagnato, Nebolini, Seltzer y Abbott (2002) sobre la cronología de tefras encontradas en sedimentos recuperados de lagos de origen glacial en el PNC. En este estudio mencionan la presencia de una capa de tefra que data del año ~7.000 cal AP proveniente de una gran erupción del volcán Cotopaxi que tuvo lugar durante ~7.700–6.300 años cal AP, edad que se encuentra dentro del rango (~7.420 a 6.550 años cal AP) que presenta la capa de tefra de

CAJ, por lo que se sugiere que esta porción en el sedimento CAJ tenga que ver con la capa del estudio de Rodbell et al. (2002).

Rodbell et al. (2002) sugieren que el transporte de tefra desde el volcán Cotopaxi hasta el PNC, aproximadamente a una distancia de 150 km de su sitio de origen, fue posible porque los vientos fueron más fuertes a los actuales y/o por la gran magnitud de la erupción (magnitud 5, en una escala de 0 a 8) ya que en los sedimentos del PNC no se han encontrado registros de tefra con una edad menor a 2.200 años cal AP que provengan del Cotopaxi, habiendo registro de erupciones recientes de este volcán. Este evento eruptivo podría explicar la presencia de la capa de restos volcánicos en CAJ.

En la primera fracción del sedimento (0 a 24 cm), fracción más joven (514 a -63 años cal AP), se evidencia abundante materia orgánica muy poco descompuesta que parece tener un origen reciente (Tabla 1 y 2, Figura 4), posiblemente materia depositada a raíz de la presencia de la construcción y mantenimiento de la carretera Cuenca-Molleturo-Naranjal (55 años cal AP = 1895 años dC), la cual se encuentra a menos de 100 m de la “Laguna Pequeña Cajas”, de donde fue tomado el sedimento. Esta vía de comunicación con la región Costa ya existía previamente a su construcción en 1895 dC, incluso antes de la Colonia (antes de 418 años cal AP), mas no se sabe con exactitud el año en que fue abierta (Chalco, 2015).

En los centímetros restantes: 20–131 cm sí se encontraron restos fósiles suficientes para realizar los análisis palinológicos (Figura 6 y 7). El nivel de degradación de la materia orgánica presente en esta porción del sedimento CAJ nos da indicios de las condiciones climáticas de esta época.

6.1 Vegetación, clima e impacto humano en el sitio de estudio durante el Holoceno medio y tardío (~6.545 – 514 años cal AP)

De acuerdo a los datos obtenidos en la presente investigación se evidencia que durante los últimos ~6.545 – 514 años cal AP, en el sitio de estudio ha predominado la vegetación de páramo con taxa como Poaceae, Cyperaceae y *Plantago*, como principales componentes; existe una baja representación de subpáramo que tiene como mayores representantes a Asteraceae, *Polylepis/Acaena* y Fabaceae tipo *Lupinus*.

Durante la transición Holoceno medio-Holoceno tardío (ca. 3.681 a 2.906 años cal AP), se observa un cambio en la vegetación: BMB y PAR disminuyen su representación, mientras que la de BMA aumenta. Este fenómeno se repite en otros estudios en los que se documentan cambios ambientales en los trópicos durante la transición de Holoceno medio a tardío (Behling, 1993; Marchant y Hooghiemstra, 2004).

El registro de carbón: C1 (10–100 μ m) y C2 (partículas >100 μ m), es decir, el registro de quemas regionales y locales, respectivamente, aumenta durante el Holoceno tardío alrededor de los 1.500 años cal AP (época que coincide con la edad de los asentamientos Cañaris), alcanzando los valores más altos de quemas locales alrededor del año 1.200 cal AP (Figura 6 y 7), lo que sugiere condiciones más cálidas para esta época, coincidiendo con el inicio del Óptimo Climático Medieval. Existieron otros picos en las quemas locales y regionales hace aproximadamente 6.200, 4.200 y 2.500 años cal AP y esto viene acompañado de fluctuación en la representación de los taxa de los diferentes grupos ecosistémicos. Lo que sugiere que durante el Holoceno, a pesar de su clara uniformidad climática comparada con el Pleistoceno, existieron ligeros cambios entre fases cálidas y frías como también mencionan Jantz y Behling (2011).

En cuanto a la evaluación de los taxa que indican presencia humana (Chenopodiaceae/Amaranthaceae), se encontraron cinco períodos en los que se evidencia su representación: los primeros indicios de Amar/Chen hacia el año ~4.779 cal AP. El segundo registro transcurre durante ~3.358–2.713 años cal AP, período durante el cual no se conoce de asentamientos humanos en la zona, mas se conoce que durante el Pleistoceno y Holoceno, no muy lejos del PNC, al sur de Cuenca, cerca de Oña, en Cubilán hubo episodios de ocupación humana durante ~8.750–8.050 y 6.650–5.950 años cal AP (Stoother y Sánchez Mosquera, 2011). El tercer registro durante ~1.809–1.680 años cal AP se encuentra ubicado temporalmente muy cerca al período en el que el pueblo Cañari (~1500 a 450 AP) se desarrolló, por lo que puede tener relación con las actividades de esta cultura. Los dos siguientes registros también se enmarcan en el período Cañari: ~909 a 848 y ~727 a 666 años cal AP, junto con estos registros, las partículas de carbón (C1 y C2) también incrementan por lo que se sugiere que estos dos eventos que suceden durante el Holoceno tardío tienen relación con la presencia humana.

Cabe mencionar que los taxa de presencia humana (Amar/Chen) están poco representados en el sedimento (0.3–1.3%) por lo que en el diagrama se los sobre-expresó para poder visualizarlos.

6.1.1 Holoceno medio: 6.545–3.000 años cal AP (zona CAJ 1, 2 y subzona CAJ 3A)

6.1.1.1 Período entre 6.545 a 6.133 años cal AP (CAJ 1A)

Durante ~6.545–6.133 años cal AP el análisis de los registros de polen y carbón sugieren que las condiciones fueron cálidas y secas. La abundancia de BMA y la baja representación tanto de PAR como de SPA indican que las condiciones fueron cálidas.

Lo mismo que se observa al analizar los taxa detalladamente, ya que se evidencia la disminución de taxa de clima más húmedo como es el caso de *Plantago* (Boada, 2013), *Apiaceae* (Marchant et al., 2002) y *Valeriana* (Niemann y Behling 2007). Mientras otros taxa se mantienen constantes como es el caso de *Bromeliaceae* tipo *Puya*; que además es favorecida cuando existen incendios (García-Menéses, 2012) y *V. stipularis* que puede crecer en lugares secos y húmedos (Marchant et al., 2002). Los registros de carbón son altos, lo que aporta a la hipótesis que en este período del Holoceno las condiciones son cálidas y secas (Jantz y Behling, 2011). Por último, vemos que *Isoëtes* aumenta, lo que sugiere una disminución en el nivel de los lagos debido a las condiciones secas (Hansen et al., 2003) ya que *Isoëtes* puede proliferar cuando los lagos se están retirando y la zona que antes estaba cubierta por una gran cantidad de agua ahora queda ligeramente inundada (Bosman, Hooghiemstra y Cleef, 1994; Gosling, Bush, Hanselman, Chepstow-Lusty, 2008; Villota et al., 2015).

A pesar de que estos taxa revelan condiciones más cálidas, al inicio del registro se encuentran taxa que dan indicios de que el clima era húmedo, entre estos: *Cyperaceae* y *Phlegmariurus* (Van Geel y Van der Hammen; 1978; Marchant et al., 2002) junto con la baja representación de taxa de condiciones secas: *Poaceae* y *Asteraceae* (Villota y Behling, 2013) que fueron disminuyendo conforme nos acercamos a CAJ 1B (~6.133 años cal AP). Esto se puede corroborar con el aumento de la tasa de acumulación (partículas/cm²/año) de las partículas de carbón.

En este período de tiempo no se evidencia representación de los taxa de presencia humana Amarthaceae/Chenopodiaceae.

6.1.1.2 Período entre 6.133 a 5.489 años cal AP (CAJ 1B)

Durante el período comprendido entre ~6.133 a 5.489 años cal AP, la zona de estudio se caracterizó por presentar clima cálido. El BMA aumenta, al igual que la representación de las partículas de carbón, lo que da indicios de que esta etapa fue más seca que la etapa previa (~6.545–6.133 años cal AP, CAJ 1A). Evaluando los taxa, se observa una disminución en la representación de Cyperaceae, Apiaceae, y de esporas de *Phlegmariurus*, lo que indica un ambiente más seco, lo mismo que sucede con el incremento de Asteraceae y *Polylepis/Acaena* (Villota y Behling, 2013).

El incremento en la representación de *Isoëtes* sugiere un cambio en el nivel de los lagos (Hansen et al., 2003), lo que pudo estar relacionado con el ambiente más seco que, se presume, se estaba desarrollando en esta época, hipótesis que es corroborada con la alta abundancia de carbón existente durante este período y el aumento en Poaceae, taxón que es favorecido en climas más secos y cuando existen quemadas continuas. Esta alteración del ecosistema se ve reflejada en un aumento de *A. acuminata* (Marchant et al., 2002).

6.1.1.3 Período entre 5.489 a 4.585 años cal AP (CAJ 2)

Al inicio de este lapso de tiempo el páramo aumenta considerablemente en porcentaje (68%), principalmente por el aumento de Poaceae, Apiaceae, *Plantago* y *Valeriana* lo que sugiere condiciones húmedas (Marchant et al., 2002; Niemann, 2008). Sin embargo, el aumento de la representación de páramo va disminuyendo paulatinamente, a medida que nos acercamos a CAJ 3A, al igual que disminuyen las esporas de *Phlegmariurus* indicando condiciones más secas, condición que es verificada por la disminución de Cyperaceae y *Hedyosmum*, taxa indicadores de humedad (Villota et al., 2015), además por el aumento Asteraceae, taxón de menor humedad (Marchant et al., 2002; Boada, 2013) y Fabaceae tipo *Lupinus* (Boada, 2013). Los registros de *Isoëtes* disminuyen drásticamente en este período, sugiriendo una disminución considerable de las lagunas (Bosman et al. 1994, Gosling et al. 2008; Villota et al., 2017). A pesar de las condiciones secas, los registros de partículas de carbón permanecen con porcentajes bajos

junto con la disminución de la representación de páramo. En esta época aumenta la representación BMB y SPA (Figura 7).

6.1.1.4 Período entre 4.585 a 3.681 años cal AP (CAJ 3A)

Durante este período la vegetación de páramo continúa siendo dominante, mientras que los demás grupos ecológicos se mantienen estables. Se deduce que en esta etapa ha habido oscilaciones en la humedad debido a la variación en la representación de las esporas de *Phlegmariurus* (Van Geel y Van der Hammen, 1978; Hansen et al., 2003), siendo la etapa más húmeda la registrada entre los años ~4.005 a 3.875 cal AP época en la que se combina con el aumento de taxa de páramo que también sugieren humedad como son Cyperaceae (López, 2016), Apiaceae (Marchant et al., 2002) y Ranunculaceae (Défaz, 2016) y con la disminución de taxa de SPA que indican condiciones de menor humedad como Asteraceae (Marchant et al., 2002; Boada, 2013) y Fabaceae tipo *Lupinus* (Marchant et al., 2002). Así mismo, se registran bajos porcentajes de partículas de carbón tanto a nivel local como regional. Además, se evidencia la disminución *A. acuminata* que está relacionado con la presencia de disturbios (Marchant et al., 2002).

6.1.2 Holoceno medio-tardío: 3.681–2.906 años cal AP (subzona CAJ 3B)

Durante la fase de transición del Holoceno medio al Holoceno tardío en el área de estudio, el páramo decrece en su representación, principalmente por la disminución en Poaceae, lo que indica un ambiente seco (Marchant et al., 2002). En comparación al período entre ~4.585 a 3.681 años cal AP, se ve un aumento en las partículas de carbón local y regional (concentración y tasa de acumulación), sin embargo, son menores a las encontradas durante el período ~6.133–5489 años cal AP. El aumento en los taxa Cyperaceae y *Phlegmariurus* sugiere condiciones más frías y húmedas (Van Geel y Van der Hammen, 1978; Boada, 2013). Durante este período el SPA y el BMA se mantienen. En el BMA *Hedyosmum* reemplaza a *Podocarpus*, este mismo reemplazo lo registra Hansen et al. (2003), quien no lo interpreta como un cambio en el ambiente debido a que ambos taxa representan condiciones de humedad. El BMB disminuye por una reducción en los tres taxa que lo conforman (Moraceae/Urticaceae, *Piper* y *Acalypha*) lo cual puede estar relacionado con un descenso en la temperatura.

6.1.3 Holoceno tardío: 2.906–514 cal AP (zona 4 y 5)

6.1.3.1 Período entre 2.906 y 1.744 años cal AP (subzona CAJ 4A)

Durante esta fase se manifiesta un aumento gradual del páramo, principalmente debido al aumento de Poaceae, lo que indica que las condiciones van tornándose más secas (Almeida–Leñero, Hooghiemstra, Cleef, y Van Geel, 2005), a esta interpretación aporta la disminución paulatina de Cyperaceae y Apiaceae, lo que sugiere condiciones más cálidas y secas hacia el final de la zona, afirmadas por la disminución de *Hedyosmum*, *Podocarpus* y *Phlegmariurus*, taxa que señalan condiciones húmedas (Van Geel y Van der Hammen, 1978; Villota et al., 2017). Lo que se relaciona con el aumento en la abundancia de las partículas de carbón y con el aumento de *Polylepis/Acaena*, taxa que prefiere condiciones secas y cálidas. Cabe recalcar que el polen de *Polylepis/Acaena* es indicador de proximidad de bosques de estos taxa, debido a que su transporte no es muy eficaz (Ledru, et al., 2013), por lo que el aumento puede significar también una mayor cercanía de este tipo de bosque a la laguna.

A grandes rasgos en esta época el páramo aumenta al final de la zona, el SPA decrece en representación, mientras que el bosque montano (BMA y BMB) asciende en porcentaje con respecto a la zona 3B (transición Holoceno tardío a Holoceno temprano). Las condiciones climáticas iniciaron húmedas, sin embargo, se van tornando secas hacia el final de este período.

Los registros de polen indicador de impacto humano se sobrelapan con los registros de carbón regional, mas no con las partículas locales. Las partículas correspondientes al carbón regional en esta zona alcanzan sus máximos entre los años 2.583–2.454 y en 1.809 años cal AP. Mientras que los registros de Amar/Chen datan de 3.100–2.713, 1809–1680. Los registros de carbón local no coinciden con registros de taxa que advierten impacto humano, as así que sus alcanzan sus máximos alrededor del año ~2.067 cal AP por lo que es difícil atribuir a los asentamientos humanos el aumento de las quemadas locales

6.1.3.2 Período entre 1.744 y 1.243 años cal AP (subzona 4B)

Durante este período se evidencia una fase más húmeda alrededor de ~1.456 años cal AP. Esto se constata a partir de un aumento en *Plegmariurus*, *Hedyosmum* y Ranunculaceae, taxa que reflejan condiciones húmedas (Marchant et al., 2002; Niemann y Behling, 2007; Défaz, 2016) y la reducción de la representación de Poaceae, taxa que indica condiciones más secas (Marchant et al., 2002). Mientras que *Hedyosmum* indica condiciones más cálidas (Hansen et al., 2003) lo que explicaría la reducción de PAR alrededor del año 1.456 cal AP, el aumento de SPA y BMA. El BMB permanece constante durante CAJ 4B, *Piper* que pertenece a este grupo ecológico disminuye alrededor del mismo año (1.456 años cal AP) este taxa puede indicar disminución de humedad (Marchant et al., 2002), su reducción confirma las condiciones húmedas encontradas; al igual que lo hace la baja tasa de acumulación y concentración de carbón local

Antes y después de esta fase más húmeda se evidenciaron condiciones más secas por la disminución de los taxa que indican humedad y el aumento de Asteraceae y también ligeramente menos frías por la presencia de *Polylepis/Acaena.*, sin embargo, taxa de BMB (*Acalypha*) no aumentan a pesar de que las condiciones serían ligeramente más cálidas.

Los máximos registros de carbón local despuntan entre los años ~1.390 a 1.330 cal AP, mientras que los de carbón regional alcanzan su máximo durante ~1.395–1.273, período en el que los asentamientos Cañaris ya se habían establecido, mas no se encuentra en los registros polen de taxa de intervención humana durante esta época, aunque se sabe que existió un evento de calentamiento mundial cerca de los 1.200 años cal AP, la cercanía a este evento podría explicar la abundancia de partículas de carbón locales y regionales.

6.1.3.3 Período entre 1.243 y 514 años cal AP (zona 5)

Durante este intervalo de tiempo la representación de páramo disminuye considerablemente, llegando a registrarse el menor valor de páramo de todo el sedimento, en tanto que el subpáramo y el bosque montano alto y bajo incrementan su representación en el sedimento, lo que apunta a que las condiciones durante este período de tiempo fueron las más cálidas de todas las registradas a partir de la información interpretada de los restos fósiles en el sedimento. A esto se suma el aumento en la concentración (partículas/cm²) y

la tasa de acumulación (partículas/cm²/año) de partículas de carbón locales y, en menor medida, regionales, además de valores descendentes para *Phlegmariurus* que denota condiciones más cálidas y secas (Van Geel y Van der Hammen, 1978), lo que también es corroborado por la disminución de Cyperaceae, *Plantago*, el incremento de taxa de SPA como son *Polylepis/Acaena*, Fabaceae tipo *Lupinus*, que también sugieren condiciones más cálidas y secas (Boada, 2013; Marchant et al., 2002).

Junto con el aumento de taxa que muestran ambientes secos y condiciones cálidas, incrementa la presencia de taxa que indican alteración en el ambiente como *A. acuminata*, (Marchant et al., 2002) *Myrica* (Défaz, 2016) y *Acalypha*. Además de la disminución en Melastomataceae que sugiere un período de regeneración del bosque (Défaz, 2016).

6.2 COMPARACIÓN CON OTROS ESTUDIOS

Se compara a continuación los resultados de los cambios en la vegetación y las condiciones ambientales obtenidas a partir del análisis paleoecológico del sedimento CAJ colectado de la LPC a 3.935 m.s.n.m. con estudios de la Sierra norte, centro, sur y estudios realizados en Perú.

Al analizar el núcleo de sedimento CAJ se encuentra que durante el período del Holoceno medio las condiciones variaron entre cálidas – secas (~6.390–4.585 años cal AP) y frías – húmedas (~6.545–6390 y 4.585–2325 años cal AP) situación similar a la encontrada en Perú en el lago Pacucha (Valencia, Urrego, Silman y Bush, 2010) y en la laguna Chochos (Bush et al., 2005), también en Ecuador en el Valle de Antojos (Villota, Behling y León-Yáñez, 2015) y en el PNC (Jantz y Behling, 2011). Esta variación en las condiciones ambientales durante el Holoceno medio difieren de la idea de que el Holoceno medio estuvo compuesto por un solo evento cálido-seco (Weng et al., 2006).

Entre estos cambios de condiciones cálido – secas a frío – húmedas tenemos uno que ocurrió 4.000 y 3.800 años cal AP (Cross et. al 2000; Marchant et al., 2001; Villota et al., 2015), este evento se hace visible en CAJ durante 4.005–3875 años cal AP, donde se

evidencia que *Phlegmariurus* aumenta significativamente (3% a 39%), al contrario, las partículas de carbón disminuyen (32% a 13%).

A pesar de las variaciones entre condiciones frías–húmedas y cálido–secas se evidencia que los registros de páramo, con su mayor exponente Poaceae, van en aumento desde 6.545 hasta 3.681 años cal AP. Esto coincide con lo hallado por Hansen et al. (2003) quien menciona que en la Laguna Chorreras el páramo de pajonal se expande desde 7.500 hasta 4.000 años cal AP.

Durante el período que comprende la transición del Holoceno medio a tardío (3.681 a 2.906 años cal AP) se hace evidente la disminución de abundancia del taxón *Podocarpus* indicador de humedad y su reemplazo por *Hedyosmum* también taxón indicador de humedad. Algo similar a lo que encuentra Hansen et al. (2003) en la Laguna Chorreras (también parte del PNC) desde el año ~4000 cal AP.

Llegando al período más reciente del que se tiene registro fósil del sedimento CAJ (~1.243 a 514 años cal AP) se evidencia una disminución en la representación del páramo, un aumento de SPA, BMB y condiciones más secas principalmente dilucidadas por el aumento de partículas de carbón locales y regionales, y por la disminución de *Phlegmariurus*, *Valeriana* y *Plantago*. A este evento de aumento de temperatura y sequía se le denomina Óptimo Climático Medieval (~1.200 a 900 años cal AP) y es encontrado en varios análisis paleoecológicos (Villota et al., 2015; Défaz, 2016; López, 2016; Villota et al., 2017; Ledru et al., 2017). Sin embargo, otros estudios evidencian condiciones más frías durante este período, como estudios paleoecológicos realizados en Guandera (Bakker, Moscol Olivera y Hooghiemstra, 2008) y Pantano de Pecho (Wille, Hooghiemstra, Hofstede, Fehse, Sevink, 2002).

En el páramo de las lagunas de Mojanda (Villota et al., 2017) las condiciones se revelan como frías y húmedas, sin embargo, se observan altos niveles de partículas de carbón en los registros fósiles. Este aumento de partículas de carbón ocurre en Mojanda entre los años 1300 a 500 cal AP y se lo atribuye a ocupaciones humanas, mientras que en CAJ ocurren durante ~1.400 a 900 cal AP y se lo atribuye al OCM por el bajo porcentaje de taxa indicadores de presencia humana durante esta época. Este registro de aumento de

carbón en el PNC es corroborado por Colinvaux (1997), quien observa este fenómeno durante el Holoceno tardío en el PNC.

Finalmente, en cuanto al registro de impacto humano en el sedimento se encuentra solo un tipo de polen con baja representación que advierte esta condición (Amaranthaceae/Chenopodiaceae). Jantz y Behling (2011) reportan que los fuegos durante el Holoceno temprano indican el primer signo de impacto humano, mientras que en CAJ encontramos el primer signo de impacto humano en la coocurrencia de aumento de carbón y presencia de polen de Amaranthaceae/Chenopodiaceae durante el Holoceno tardío hacia el año ~3.360 cal AP, y alrededor de ~1.500 tiene lugar un aumento de partículas de carbón y polen de intervención humana, en este caso atribuida al pueblo Cañari (1550 a 450 años cal AP) por su histórica distribución de territorio.

7. CONCLUSIONES

El análisis paleoecológico realizado a partir de los datos de polen, esporas y carbón obtenidos del sedimento de tierra CAJ recuperado de la “Laguna Pequeña Cajas”, ubicada en el flanco oriental de la cordillera occidental del Parque Nacional Cajas (PNC), provincia del Azuay, abarca el período de tiempo comprendido entre ~7.420 a -63 años cal AP y arroja datos sobre el paleoclima, la vegetación (43 taxa en total, 29 representados en el diagrama) y el impacto humano desde ~6.545 hasta ~514 años cal AP correspondientes al Holoceno medio y tardío, mientras que de los períodos comprendidos entre los ~7420–6545 años cal AP (últimos 20 cm) y los ~514 a -63 años cal AP (primeros 18 cm), no se pudo obtener datos del paleoambiente debido a la poca cantidad de restos fósiles conservados en el núcleo de sedimento.

Las condiciones climáticas registradas durante el período ~6.545 a ~514 años cal AP son variables. Se evidencia la influencia del evento Óptimo Climático Medieval (~1.240–514 años cal AP) en la vegetación del sitio de estudio, este evento se observa como un calentamiento en la zona, traducido en la disminución de la concentración y la tasa de acumulación de taxa de páramo y el aumento de los taxa de Bosque Montano Alto y Bajo. No se registra influencia de la Pequeña Edad del Hielo (600 a 100 años cal AP), mas no se la descarta por la falta de registro fósil durante los últimos ~514 años cal AP en el sedimento CAJ.

El OCM coocurre temporalmente con la presencia del pueblo Cañari en la zona de estudio. Durante esta etapa se evidencia en el registro un aumento en la concentración y las tasas de acumulación de partículas de carbón local y regional, mas no se evidencia incremento de polen de Amaranthaceae/Chenopodiaceae que advierte impacto humano. Debido a la falta de taxa de intervención humana, se propone que este aumento de partículas de carbón se producen por la influencia del OCM en la zona de estudio durante 1200 a 900 años cal AP.

Con respecto al impacto humano evaluado en el sedimento, observamos que existe un aumento en la tasa de acumulación y en la concentración de las partículas de carbón locales y regionales conjuntamente con la presencia del taxón Amaranthaceae/Chenopodiaceae, ambos elementos fósiles se asocian con la presencia

humana. Coincidiendo los del Holoceno tardío (1809–1680, 909–848 y 727–666 años cal AP) con la etapa en la que el pueblo Cañari se desarrollaba.

Los registros polínicos en el sitio de estudio apuntan a que el sitio fue páramo desde ~6.545 hasta ~514 años cal AP y estuvo compuesto principalmente por Poaceae, Cyperaceae, y *Plantago*, con algunas variaciones. En el BMA se evidencia un reemplazo de *Podocarpus* por *Hedyosmum* hacia inicios del Holoceno tardío (~3.681 a 2.906 años cal AP), ambas taxa que indican condiciones húmedas, este cambio se mantiene hasta el término del registro (~514 años cal AP). Mientras que la abundancia de polen de BMB y SPA se mantienen relativamente constantes durante el tiempo que abarca el registro fósil.

El registro de polen obtenido a partir del núcleo de sedimento CAJ dilucida la historia paleoambiental del clima, la vegetación y el impacto humano durante el Holoceno medio y tardío.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta-Solís, M. (1984). Los páramos andinos del Ecuador. Quito: Publicaciones Científicas M.A.S.
- Aldrich, M., Billington, C., Edwards, M., y Laidlaw, R. (1997). Tropical montane cloud forests: an urgent priority for conservation. *WCMC Biodiversity Bulletin*, 2, 1-14.
- Almeida-Leñero, L., Hooghiemstra, H., Cleef, A. M., y Van Geel, B. (2005). Holocene climatic and environmental change from pollen records of lakes Zempoala and Quila, central Mexican highlands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 136(1-2), 63-92.
- Anhalzer, J. (2005). *Parque Nacional Cajas*. Cuenca: Municipalidad de Cuenca.
- Argollo, J. (2006). Aspectos geológicos. En: Moraes, M., Øllgard, B., Kvist, L. P., Borchsenius, F. y Baslev, H (Eds.). *Botánica Económica de los Andes Centrales*. La Paz: Universidad de San Andrés.
- Asanza, J., y Barahona, J. (2015). *Impacto de la cobertura vegetal y las actividades antrópicas sobre la formación del suelo en una microcuenca de páramo en la cuenca del Río Yanuncay-Quebrada Cuevas*. (Disertación de pregrado). Universidad de Cuenca, Cuenca, Ecuador.
- Bakker, J., Moscol Olivera, M., y Hooghiemstra, H. (2008). Holocene environmental change at the upper forest line in northern Ecuador. *The Holocene*, 18(6), 877-893.
- Balvanera, P. y Cotler, H. (Eds.) (2009). *Estado de conservación y tendencias de cambio*, 185–245. México,D.F.: CONABIO.
- Baquero, F. Sierra, R., Ordóñez, L., Tipán, M., Espinosa, L., Rivera, M., y Soria, P. (2004). *La vegetación de los Andes del Ecuador: memoria explicativa de los mapas de vegetación potencial y remanente de los Andes del Ecuador a escala 1: 250.000 y del modelamiento predictivo con especies indicadoras*. Quito: EcoCiencia/CESLA/Corporación EcoPar/MAG SIGAGRO/CDC-Jatun Sacha I División Geográfica-I GM.
- Behling, H. (1993). *Untersuchungen zur spätpleistozänen und holozänen Vegetations-und Klimageschichte der tropischen Küstenwälder und der Araukarienwälder in Santa Catarina (Südbrasilien)*. (Disertación botánica) 206, J. Stuttgart.
- Bell, R. (1971). *Investigation of the Inga Complex and Preceramic Occupations of Highland Ecuador*. Final report to the National Science Foundation.
- Beltrán, K., Salgado, S., Cuesta, F., León-Yáñez, S., Romoleroux, K., Ortiz, E., Cárdenas, A. y Velástegui, A. (2009). *Distribución espacial, sistemas ecológicos y*

caracterización florística de los páramos en el Ecuador. Quito: EcoCiencia, Proyecto Páramo Andino y Herbario QCA.

- Blackmore, S., Wortley, A. H., Skvarla, J. J., y Rowley, J. R. (2007). Pollen wall development in flowering plants. *New Phytologist*, 174(3), 483–498.
- Boada, C. (2013). *Historia de la vegetación del Páramo del Guagua Pichincha durante los últimos 730 años*. (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Bosman, A., Hooghiemstra, H. y Cleef, A. (1994). Holocene mire development and climatic change from a high Andean *Plantago rigida* cushion mire. *The Holocene* 4(3), 233–243.
- Bush, M. B., Colinvaux, P. A., Wiemann, M. C., Piperno, D. R., y Liu, K. B. (1990). Late Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Research*, 34(3), 330-345.
- Bussmann, R. W. (2005). Bosques andinos del sur de Ecuador, clasificación, regeneración y uso. *Revista peruana de Biología*, 12(2), 203–216.
- Buytaert, W., Célleri, R., De Bièvre, B., Cisneros, F., Wyseure, G., Deckers, J. y Hofstede, R. (2006). Human impact on the hydrology of the Andean páramos. *Earth-Science Reviews*, 79(1–2), 53–72.
- Camacho-Valdez, V., y Ruiz-Luna, A. (2012). Marco conceptual y clasificación de los servicios ecosistémicos. *Revista Bio Ciencias*, 1(4).
- Chalco, P. (2015). *Diccionario ilustrado sobre las toponimias del Parque Nacional Cajas* (Disertación de pregrado). Universidad de Cuenca. Cuenca, Ecuador.
- Colinvaux P. A. (1997). Glacial and postglacial pollen records from the Ecuadorian Andes and Amazon. *Quaternary Research*, 48(1), 69-78.
- Cross, S. L., Baker, P. A., Seltzer, G. O., Fritz, S. C., y Dunbar, R. B. (2000). A new estimate of the Holocene lowstand level of Lake Titicaca, central Andes, and implications for tropical palaeohydrology. *The Holocene*, 10(1), 21-32.
- Cuesta, F., Peralvo, M., y Valarezo, N. (2009). *Los bosques montanos de los Andes Tropicales. Una evaluación regional de su estado de conservación y de su vulnerabilidad a efectos del cambio climático*. Serie Investigación y Sistematización #5. Quito: Programa Regional ECOBONA – INTERCOOPERATION.
- Cuesta, F., Bustamante, M., Becerra, B. R., Postigo, J. C., y Peralvo, M. (Eds.). (2012). *Panorama andino sobre cambio climático: vulnerabilidad y adaptación en los Andes tropicales*. CONDESAN, Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina.

- Cuesta, F., Peralvo, M., Merino-Viteri, A., Bustamante, M., Baquero, F., Freile, J., Muriel, P. y Torres-Carvajal, O. (2017). *Priority areas for biodiversity conservation in mainland Ecuador*. *Neotropical Biodiversity*, 3(1), 93–106.
- Défaz, A. (2016). *Historia de la vegetación del volcán Chimborazo durante el Holoceno Tardío* (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Faegri, K. e Iversen, J. (1989) *Textbook of Pollen Analysis*. New York: Wiley.
- Fränkl, L. (2016). *A 20th Century Pollution History Reconstruction Using Lake Sediments From Cajas National Park, South Central Ecuador*. (Tesis de maestría). Universidad de Berna, Berna, Suiza.
- Frederick, L., Brunelle, A., Morrison, M., Crespo, P. y Johnson, W. (2018). Reconstruction of the mid-Holocene paleoclimate of the Ecuadorian Andean páramo at Tres Lagunas, Ecuador. *The Holocene*, 28(7) 1041–1056 doi: 10.1177/0959683618761547.
- García-Meneses, P. (2012). *Landscape-scale population dynamics: field observations and modelling of Puya hamata, a flagship plant from the Andes*. (Tesis doctoral). University of Plymouth. Plymouth, Inglaterra.
- Garzón, M. (2010). *Nuevos datos para la reconstrucción de la Historia Cultural de Ingaipirca*. En: Montes, M. y Martínez, J. (Eds.) (2010). *I encuentro de Arqueólogos del Norte de Perú y Sur del Ecuador: Memorias. Relaciones interregionales y perspectivas del futuro*. Cuenca: Pedro Jorge Vera CCE.
- González Rodríguez, D., Almendros García, P., y Álvarez Álvarez, J. M. (2009). Métodos de análisis de elementos en suelos: disponibilidad y fraccionamiento. *Anales de Química* 105(3), 205–212. ISSN 1575-3417.
- Gosling, W., Bush, M., Hanselman, J. y Chepstow-Lusty, A. (2008). Glacial-Interglacial changes in moisture balance and the impact on vegetation in the southern hemisphere tropical Andes (Bolivia/Peru). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1): 35–50.
- Grimm, E. C. (1987). CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers and geosciences*, 13(1), 13–35.
- Grossi, M. A., Gutiérrez, D. G., Marquez, G. J., y Luna, M. L. (2017). Caracteres florales y palinológicos en *Acanthostyles* (Asteraceae, Eupatorieae) y su relación con la polinización. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 52(1), 107-119.
- Gutiérrez-Ayala, L., Torrescano-Valle, N., e Islebe, G. (2012). Reconstrucción paleoambiental del Holoceno tardío de la reserva Los Petenes, Península de Yucatán, México. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 29(3), 749-763.

- Hagemans, K., Toth, C. Ormaza, M. Gosling, W. D., Urrego, D. H., León-Yáñez, S., Wagner-Cremer, F. y Donders, T. H. (en prep.). *Pollen source areas and pollen-vegetation relationships along a steep temperature gradient in the Tropical Andes of Ecuador*.
- Hall, M.L., Samaniego, P., Le Pennec J., y Johnson, J. B., (2008). Ecuadorian Andes volcanism: A review of Late Pliocene to present activity. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 176(1), 1–6.
- Hansen, B. C. S., Rodbell, D. T., Seltzer, G. O., Leon, B., Young, K. R., y Abbott, M. (2003). Late-glacial and Holocene vegetational history from two sites in the western Cordillera of southwestern Ecuador. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 194(1–3), 79–108.
- Hofstede, R. G. M., Lips, J. M., y Jongsma, W. (1998). Geografía, ecología y forestación de la Sierra Alta del Ecuador: Revisión de literatura.
- Hofstede, R., Segarra, P. y Mena, P. (Eds.). 2003. *Los Páramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos*. Quito: Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia.
- Hofstede, R. (2008). *Los servicios del Ecosistema Páramo: Una visión desde la Evaluación de Ecosistemas del Milenio*. Páramo y servicios ambientales.
- Hooghiemstra, H., 1984. Vegetation and Climatic History of the High Plain of Bogota, Colombia: A Continuous Record of the Last 3,5 Million Years. *Dissertationes Botanicae* 79, Cramer, Vaduz.
- Hoorn, C., Wesselingh, F., ter Steege, H., Bermudez, M., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C., Figueiredo, J., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. y Antonelli, A. (2010). Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity, *Science*, 330(6006), 927–931. doi: 10.1126/science.1194585.
- Iriondo, M. (1994). The quaternary of Ecuador. *Quaternary International*, 21, 101–112.
- Islebe, G. (1999). La Paleoecología: bases y su aplicación. *Foresta Veracruzana*, 1(2), 47–50.
- Jacobson, G. L., y Bradshaw, R. H. (1981). The Selection of Sites for Paleovegetational Studies 1. *Quaternary research*, 16(1), 80-96.
- Jantz, N., y Behling, H. (2011). *A Holocene environmental record reflecting vegetation, climate, and fire variability at the Páramo of Quimsacocha, southwestern Ecuadorian Andes*. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21(3), 169–185.
- Jantz, N., Homeier, J., León-Yáñez, S., Moscoso, A., y Behling, H. (2013). *Trapping pollen in the tropics—Comparing modern pollen rain spectra of different pollen traps and surface samples across Andean vegetation zones*. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 193, 57–69.

- Jørgensen, P. M., y Ulloa, C. U. (1994). Seed Plants of the High Andes of Ecuador: A Checklist. AAU Reports, 34. Risskov, Denmark: Aarhus University, Department of Systematic Botany; Quito: Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Departamento de Ciencias Biológicas.
- Josse, C., Cuesta, F., Navarro, G., Barrena, V., Becerra, M. T., Cabrera, E., Chacón-Moreno, E., Ferreira, M.T., Cabrera, E., Peralvo, M., Saito, J. y Tovar, A. (2011). *Physical geography and ecosystems in the tropical Andes*. En: Herzog, S., K., Martínez, R., Jørgensen, P.M. y H. Tiessen (Eds.), *Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes*. São José dos Campos y París: Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global y Comité Científico sobre Problemas del Medio Ambiente.
- Lavenu, A. (2006). Neotectónica de los Andes entre 1 N y 47 S (Ecuador, Bolivia y Chile): una revisión. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 61(4), 504-524.
- Ledru, M. P., Jomelli, V., Samaniego, P., Vuille, M., Hidalgo, S., Herrera, M., y Ceron, C. (2013). The Medieval climate anomaly and the Little Ice Age in the eastern Ecuadorian Andes. *Climate of the Past*, 9(1), 307-321.
- León-Yáñez, S. (2011). La flora de los páramos ecuatorianos. En: Mena, P., Castillo, S., Flores, S., Hofstede, R., Josse, C., Lasso, S. y Ortiz, D. (Eds.) (2011). *Páramo. Paisaje estudiado, habitado, manejado e institucionalizado*. Quito: EcoCiencia/Abya-Yala/ECOBONA.
- León-Yáñez, S., R. Valencia, N. Pitman, L. Endara, C. Ulloa Ulloa y H. Navarrete (eds.). 2011. *Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador*, 2ª edición. Quito: Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Llambí, L.D. y Cuesta, F., (2014). La diversidad de los páramos andinos en el espacio y en el tiempo. En: Cuesta, F., Sevink, J., Llambí, L. D., De Bièvre, B., Posner, J. (Eds.). *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.
- López, G. (2016). *Historia de la vegetación y el clima en el páramo de El Ángel (Carchi, Ecuador) durante los últimos 2400 años* (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Luteyn, J. 1999. *Páramos: A Checklist of Plant Diversity, Geographical Distribution, and Botanical Literature*. Memoirs of the New York Botanical Garden Vol. 84.
- Marchant, R., Behling, H., Berrio, J. C., Cleef, A., Duivenvoorden, J., Hooghiemstra, H., Kuhry, P., Melief, B., Van Geel, B., Van der Hammen, T., Van Reenen, G. y Wille, M. (2001). Mid- to Late-Holocene pollen-based biome reconstructions for Colombia. *Quaternary Science Reviews* 20(12), 1289–1308.
- Marchant, R., Almeida, L., Behling, H., Berrio, J.C., Bush, M., Cleef, A., Duivenvoorden, J., Kappelle, M., De Oliveira, P., Teixeira de Oliveira-Filho, A., Lozano-García, S., Hooghiemstra, H., Ledru, M-P., Ludlow-Wiechers, B., Markgraf, V., Mancini, V., Paez, M., Prieto, A., Rangel, O., Salgado-Labouriau, M. (2002). *Distribution and*

ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latin American Pollen Database. Review of Palaeobotany and Palynology 121, 1-75

- Marchant, R. y Hooghiemstra, H. (2004). Rapid environmental change in African and South American tropics around 4.000 years before present: e review. *Earth-Science Reviews* 66(3-4), 217-260
- Mena, P., Medina, G., y Hofstede, R. (Eds.). (2001). *Los páramos del Ecuador: Particularidades, Problemas y Perspectivas*. Quito: Abya-Yala/Proyecto Páramo.
- Mena Vásconez, P. y Hofstede, R. (2006). *Los páramos ecuatorianos. Botánica económica de los Andes Centrales*. La Paz: Universidad Mayor de San Andrés.
- Mena, P., Castillo, S., Flores, S., Hofstede, R., Josse, C., Lasso, S., G. Medina, N. Ochoa y D. Ortiz (Eds.). (2011). *Páramo. Paisaje estudiado, habitado, manejado e institucionalizado*. Quito: EcoCiencia/Abya-Yala/ECOBONA.
- Minga, D., Ansaloni, R., Verdugo, A. y Ulloa Ulloa, C. (2016). *Flora del Páramo del Cajas, Ecuador*. Cuenca: Universidad del Azuay.
- Ministerio del Ambiente (MAE). (2018). *Actualización del Plan de Manejo del Parque Nacional Cajas (Documento final)*. Cuenca: INSIGMA.
- Mittermeier, R., Robles, P., y Goettsch-Mittermeier, C. (1997). Megadiversidad. *Los Países biológicamente más ricos del Mundo*. México D.F.: Cemex.
- Montes, M. y Martínez, J. (Eds.) (2010). *I encuentro de Arqueólogos del Norte de Perú y Sur del Ecuador: Memorias. Relaciones interregionales y perspectivas del futuro*. Cuenca: Pedro Jorge Vera CCE.
- Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN). 2009. *Ecosistemas del Distrito Metropolitano de Quito (DMQ)*. Quito: Fondo Ambiental del MDMQ.
- Musotto, L. L., Candel, M. S., Borromei, A. M., Ponce, J. F., y Bianchinotti, M. V. (2018). La palinología como una herramienta para la caracterización de paleoambientes continentales y marinos del Cuaternario tardío en el archipiélago de Tierra del Fuego. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 18(2).
- Nates Parra, G. (Ed.). (2016). *Iniciativa colombiana de polinizadores: abejas ICPA*. Primera edición. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Niemann, H., y Behling, H. (2007). Late Quaternary vegetation, climate and fire dynamics inferred from the El Tiro record in the southeastern Ecuadorian Andes. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 23(3), 203-212.
- Niemann, H. (2008). *Late Quaternary vegetation, climate and fire dynamics in the Podocarpus National Park region, southeastern Ecuadorian Andes*. (Tesis doctoral), Göttingen University, Alemania.

- Nieto, A. y Silva, C. (2012). *Influencia de la alteración de hábitat en el uso de recursos florísticos por el ensamble de colibríes en bosques altoandinos del sur del Ecuador* (Disertación de pregrado). Universidad del Azuay, Cuenca, Ecuador.
- Ontaneda, S. (2010). *Las antiguas sociedades precolombinas del Ecuador. Un recorrido por la Sala de Arqueología del Museo Nacional: Catálogo de la Sala de la Arqueología*. Quito: Banco Central del Ecuador.
- Ortega Heras, M. J. y Atancuri Pacurucu, N. P. (2011). *Los nuevos descubrimientos de los Asentamientos Cañaris*. (Disertación de pregrado). Universidad Politécnica Salesiana, Cuenca, Ecuador.
- Parducci, L., Suyama, Y., Lascoux, M., y Bennett, K. D. (2005). Ancient DNA from pollen: a genetic record of population history in Scots pine. *Molecular Ecology*, 14(9), 2873-2882.
- Pareja, A. (1979). *Ecuador: de la Prehistoria a la Conquista Española*. Quito: Editorial Universitaria.
- Podwojewski, P. y Poulenard, J. (2000). Los suelos de los Páramos del Ecuador. En Mena, P. A., Josse, C. y Medina, G. *Los suelos del páramo*. Serie Páramo 5. Quito: GTP/Abya Yala.
- Podwojewski, P., Poulenard, J., Zambrana, T. y Hofstede, R. (2002). Overgrazing effects on vegetation cover and properties of volcanic ash soil in the páramo of Llangahua and La Esperanza (Tungurahua, Ecuador). *Soil Use Management* 18(1), 45-55. doi:10.1111/j.1475-2743.2002.tb00049.x
- Richter, M., y Moreira-Muñoz, A. (2005). Heterogeneidad climática y diversidad de la vegetación en el sur de Ecuador: un método de fitoindicación. *Revista peruana de Biología*, 12(2), 217-238.
- Rodbell, D. T., Bagnato, S., Nebolini, J. C., Seltzer, G. O., y Abbott, M. B. (2002). A late Glacial–Holocene tephrochronology for glacial lakes in southern Ecuador. *Quaternary Research*, 57(3), 343-354.
- Rodríguez, F., y Behling, H. (2012). Late Quaternary vegetation, climate and fire dynamics, and evidence of early to mid-Holocene *Polylepis* forests in the Jimbura region of the southernmost Ecuadorian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 350, 247–257.
- Smith, J. A., Mark, B. G., y Rodbell, D. T. (2008). The timing and magnitude of mountain glaciation in the tropical Andes. *Journal of Quaternary Science*, 23(6-7), 609–634.
- Stohtert, K., y Sánchez Mosquera, A. (2011). Culturas del Pleistoceno final y el Holoceno temprano en el Ecuador. *Boletín de Arqueología PUCP*, (15), 81–119.
- Valencia, B. G., Urrego, D. H., Silman, M. R. y Bush, M. B. (2010). *From ice age to modern: a record of landscape change in an Andean cloud forest*. *Journal of Biogeography* 37: 1637–1647.

- Van der Hammen, T., y Cleef, A. (1983). Datos para la historia de la flora andina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 56(2), 97-107.
- Van der Hammen, T., y Cleef, A. M. (1986). *Development of the high Andean páramo flora and vegetation*.
- Van Geel, B., y Van der Hammen, T. (1978). Zygnetaceae in quaternary Columbian sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 25(5), 377-391.
- Velástegui, A. (2010). *Análisis geo-espacial y estadístico preliminar de la actividad minera en los páramos del Ecuador*. Proyecto Páramo Ecuador. Quito: EcoCiencia.
- Villota, A. (2010). *Estudio Palinológico de las lagunas Natosas en el Páramo de Jimbura, Loja, Ecuador*. (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Villota, A., León-Yáñez, S., y Behling, H. (2012). Vegetation and environmental dynamics in the Páramo of Jimbura region in the southeastern Ecuadorian Andes during the late Quaternary. *Journal of South American Earth Sciences*, 40, 85-93.
- Villota, A. y Behling, H. (2013). Late Quaternary vegetation, climate, and fire dynamics: human impact and evidence of past *Polylepis* populations in the northern Andean depression inferred from the El Cristal record in southeastern Ecuador. *Ecotropica*, 19(1-2), 39-58.
- Villota, A. y Behling, H. (2014). Late glacial and Holocene environmental change inferred from the Páramo of Cajanuma in the Podocarpus National Park, southern Ecuador. *Caldasia*, 36(2), 345-364.
- Villota, A. (2015). *Studies on mountain vegetation, plant diversity, fire and forest line dynamics of the Southeastern and Central Ecuadorian Andes during the Late Quaternary*. (Tesis doctoral). Universidad Georg-August. Gotinga, Alemania.
- Villota, A., León-Yáñez, S. y Behling, H. (2015). Mid- and late Holocene vegetation and environmental dynamics in the Llanganates National Park, Antejos Valley, central Ecuadorian. *Andes Palynology*, 39(3), 350-361, doi: 10.1080/01916122.2014.977404. Recuperado de
- Villota, A., Behling, H. y León-Yáñez, S. (2017). Three millennia of vegetation and environmental dynamics in the Lagunas de Mojanda region, northern Ecuador. *Acta Paleobotánica* 57(2), 407-421. doi: 10.1515/acpa-2017-0016.
- Weng, C., Bush, M. B., Curtis, J. H., Kolata, A. L., Dillehay, T. D., y Binford, M. W. (2006). Deglaciation and Holocene climate change in the western Peruvian Andes. *Quaternary Research*, 66(1), 87-96.
- White, S., y Maldonado, F. (1991). The use and conservation of natural resources in the Andes of southern Ecuador. *Mountain Research and Development*, 11(1), 37-55.

- Wille, M., Hooghiemstra, H., Hofstede, R., Fehse, J. y Sevink, J. (2002). *Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis*. *Journal Tropical Ecology*. 18(03):409–40.
- Winckell, A., Zebrowski, C., y Sourdat, M. (1997). Los paisajes andinos de la sierra del Ecuador. *Las regiones y paisajes naturales del Ecuador*. Quito: CEDIG, IPGH y ORSTOM.
- Whitlock, C. y Larsen, C. 2001. Charcoal as a fire proxy. In: Smol, J. P., Birks, H. J. B. y Last, W. M. (Eds.), *Tracking Environmental Changes Using Lake sediments*. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, pp. 75–96.

9. FIGURAS

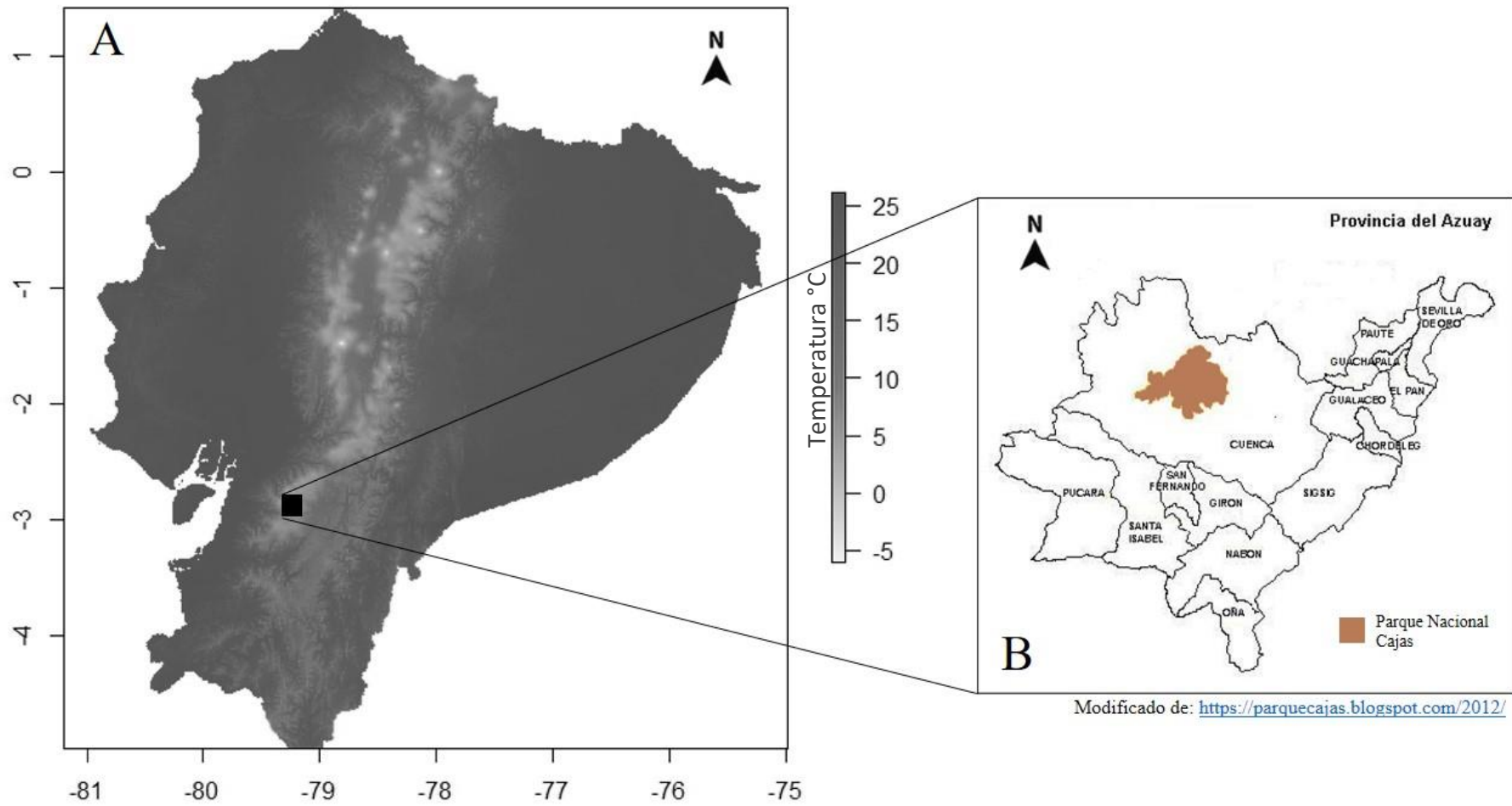


Figura 1. Mapa de la ubicación del área de estudio. A) Mapa del Ecuador. B) Mapa de la provincia del Azuay, Parque Nacional Cajas (PNC)

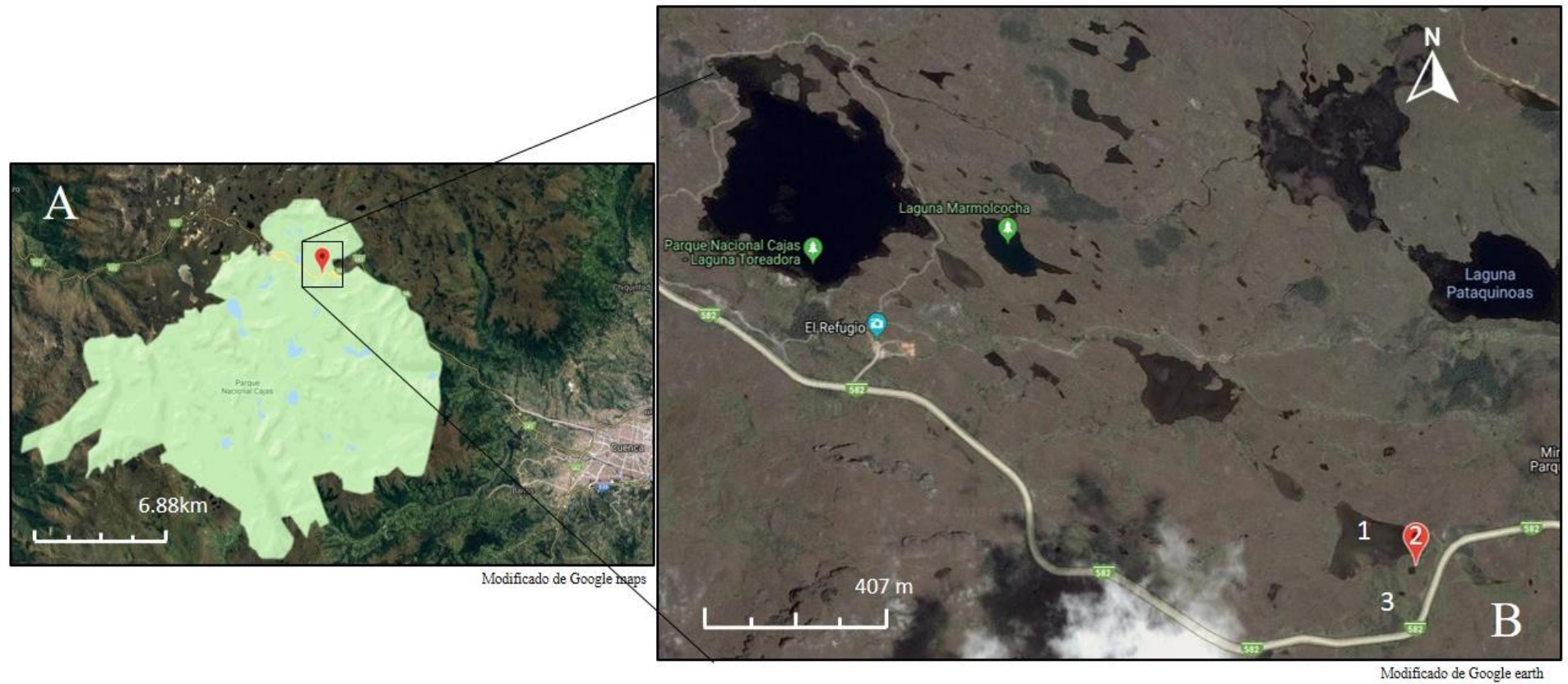


Figura 2. Mapa del complejo de lagunas cercano al sitio de estudio. A) Parque Nacional Cajas. B) Lagunas cercanas al sitio de estudio –se muestran en color negro.

1: Caballo Shayana. 2: Laguna Pequeña Cajas (LPC) donde se realizó el muestreo. 3: Laguna S/N

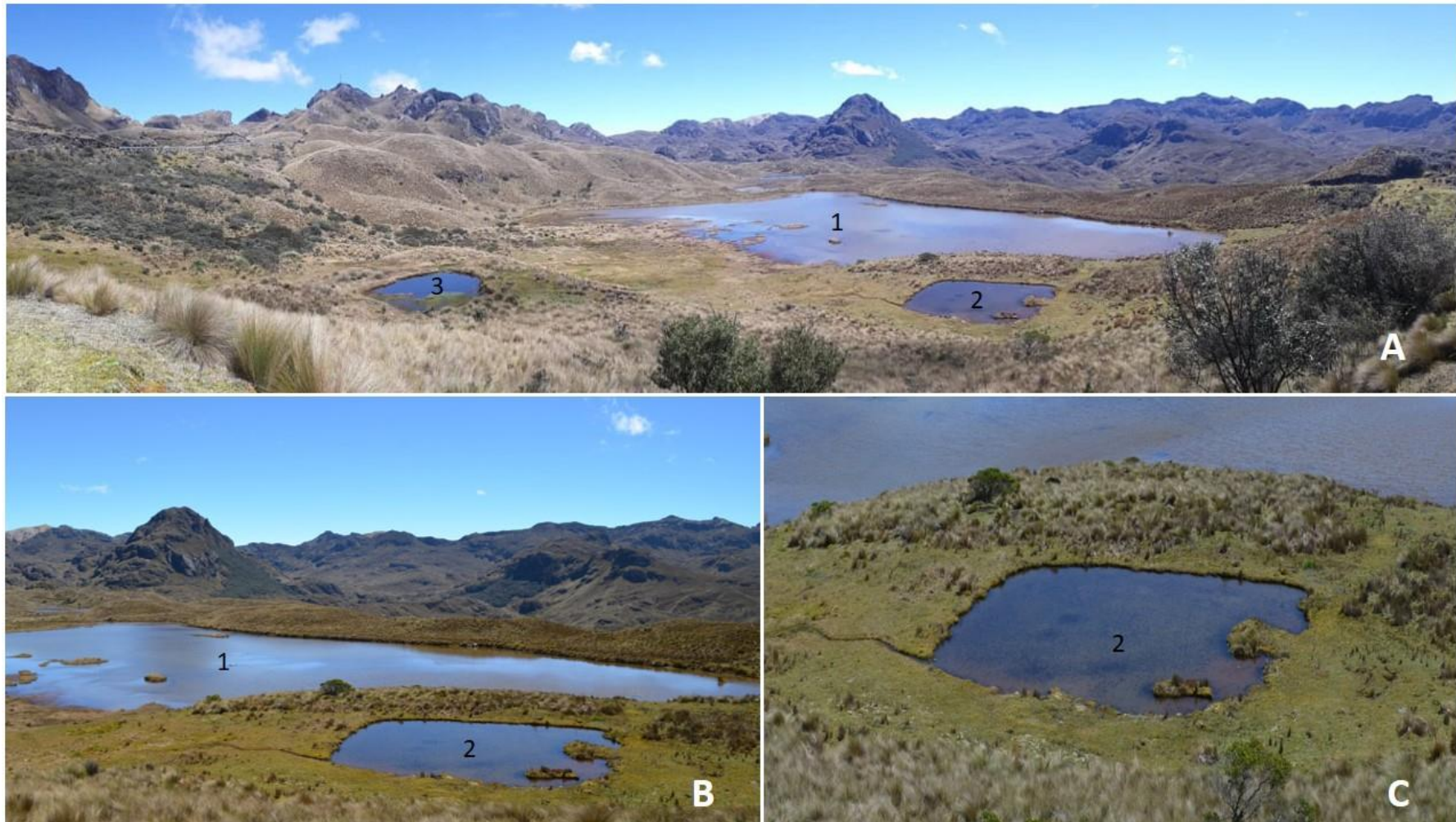


Figura 3. Fotografías del sitio de estudio. A) Complejo de Lagunas del sitio de estudio: **1:** Caballo Shayana. **2:** Laguna Pequeña Cajas (LPC) donde se realizó el muestreo. **3:** Laguna sin nombre. **B)** Acercamiento a las lagunas 1 y 2. **C).** Detalle de la vegetación de la LPC



Figura 4. Fotografía de los fragmentos de sedimento del núcleo CAJ de la Laguna Pequeña Cajas (LPC). A) Fragmento de 0 a 50 cm de profundidad. B) Fragmento de 50 a 100 cm de profundidad. C) Fragmento de 100 a 150 cm de profundidad.

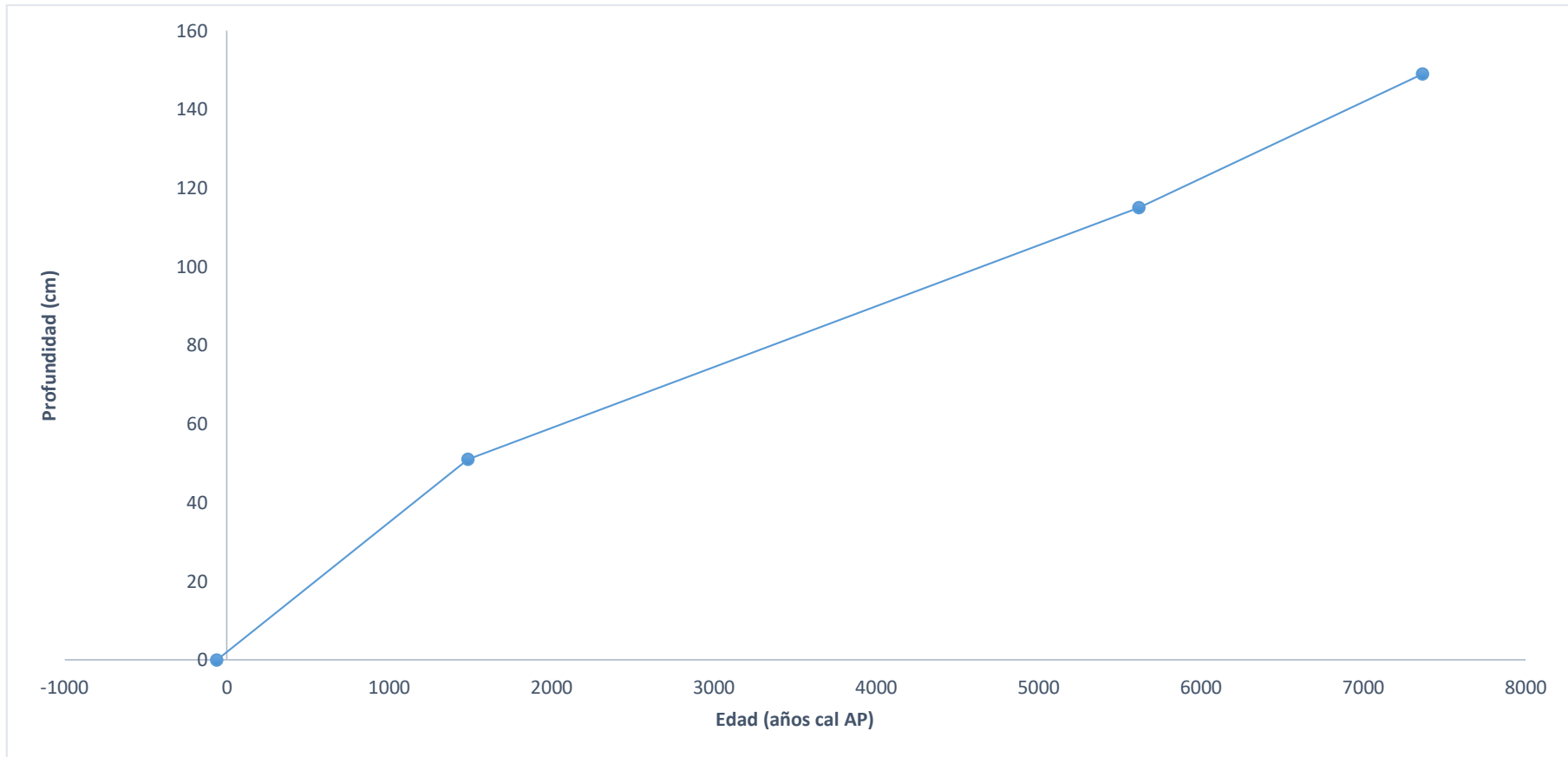


Figura 5. Modelo edad – profundidad. Se basa en 3 dataciones de radiocarbono ^{14}C del sedimento CAJ obtenido de la “Laguna Pequeña Cajas” (LPC), mediante el Acelerador de Espectrometría de Masas (AMS).

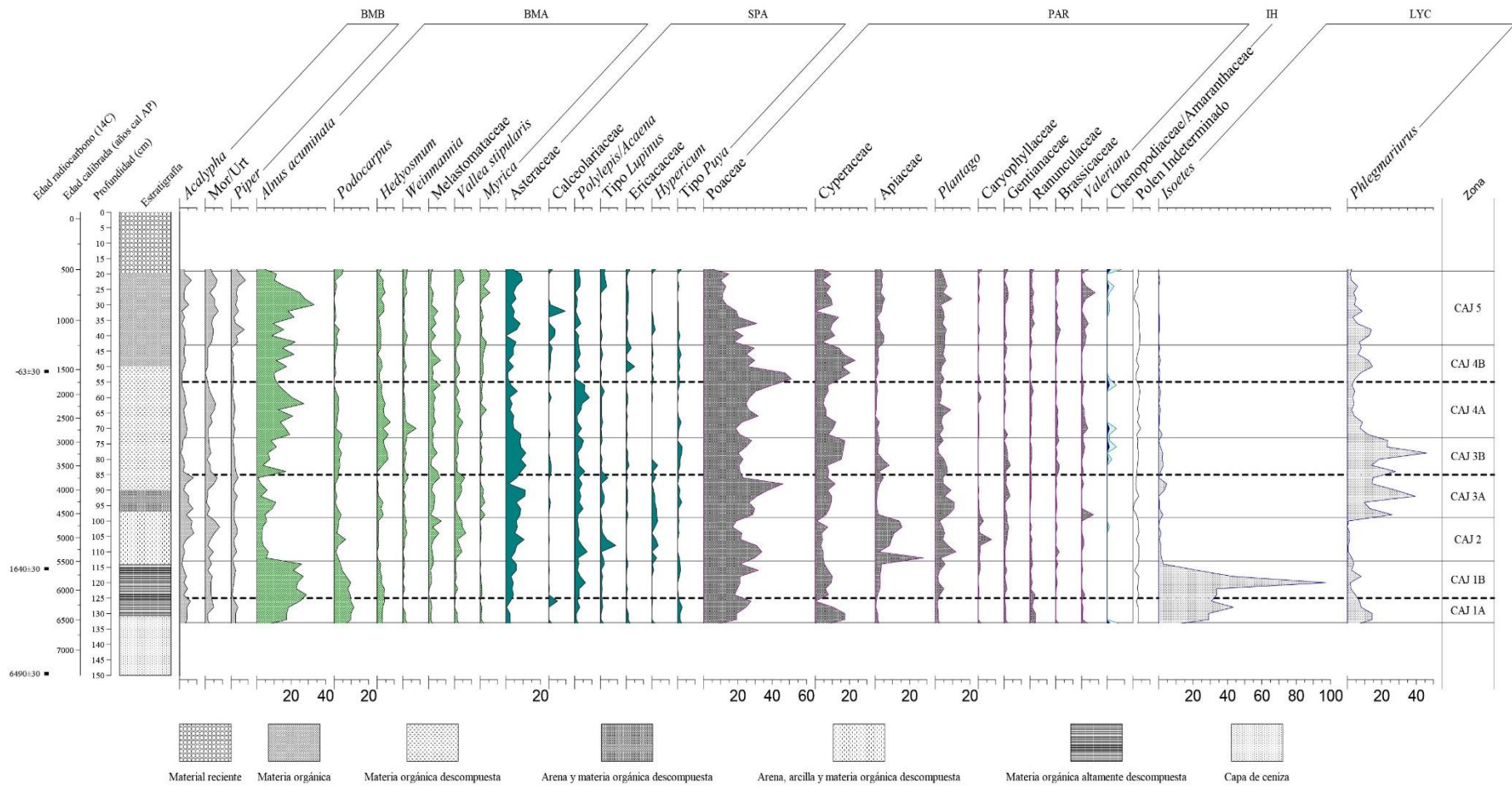


Figura 6. Diagrama de los taxa de polen y esporas. Obtenidos del análisis de datos en el sedimento CAJ tomado de “Laguna Pequeña Cajas”. Se incluye la edad obtenida mediante dataciones con radiocarbono ^{14}C , la edad calibrada en años antes del presente (AP), la estratigrafía, los porcentajes de los taxa más frecuentes (>2%), ordenados de mayor a menor en cada grupo ecológico.

BMB= Bosque Montano Bajo; BMA= Bosque Montano Alto; SPA= Subpáramo; PAR= Páramo; IH= Intervención Humana y LYC= Lycophytas

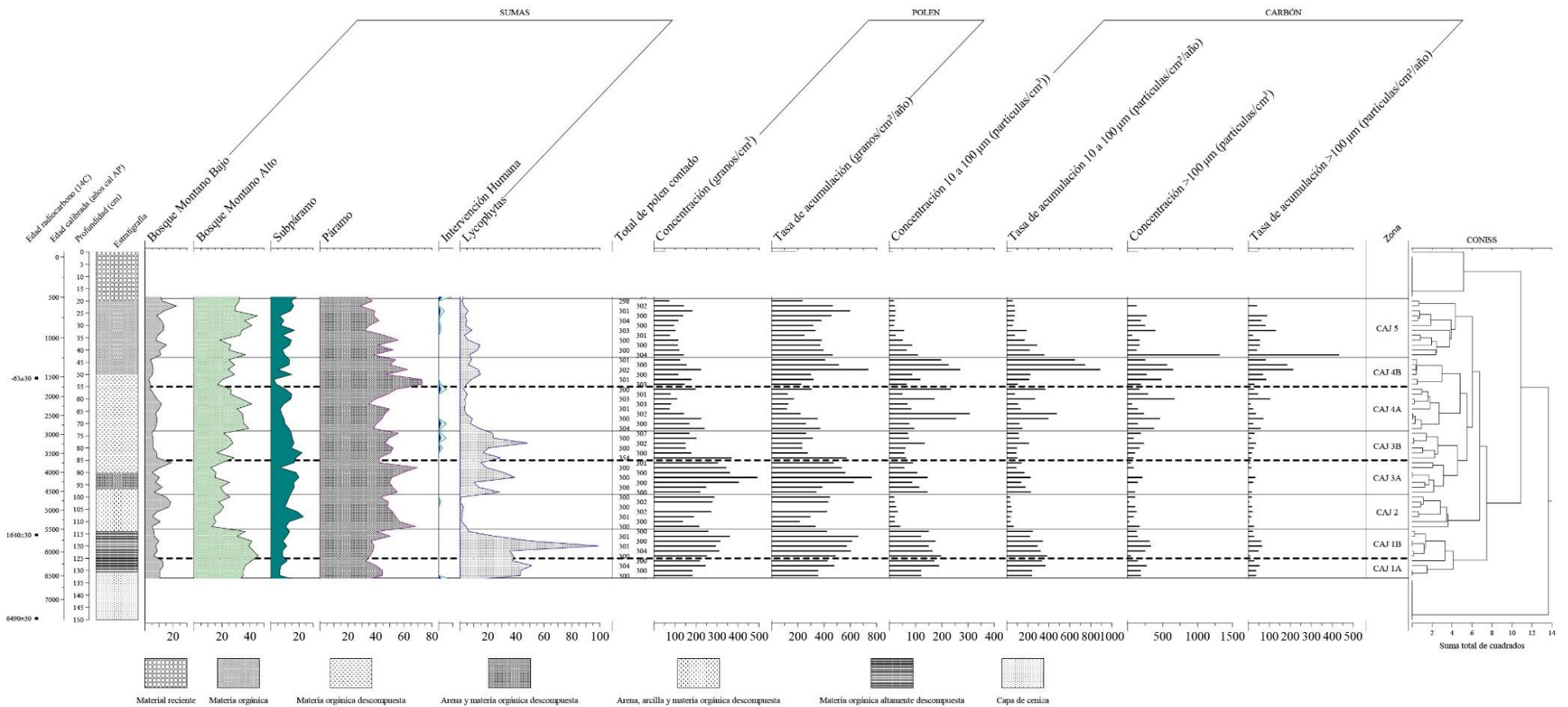


Figura 7. Diagrama de sumatorias por ecosistema. Obtenidos del análisis del sedimento CAJ. Constan los grupos ecológicos (Bosque Montano Bajo, Bosque Montano Alto, Subpáramo, Páramo, Intervención humana, y Lycophytas) la concentración de carbón medida en partículas de carbón/cm³ 10–100µm (C1) y >100 µm (C2) y la tasa de acumulación de polen y carbón medidas en partículas/cm³/año, junto con el dendrograma que delimita las zonas temporales y las subzonas.

10. TABLAS

Tabla 1. Estratigrafía del núcleo de sedimento “CAJ” de 150 cm.

Profundidad (cm)	Color	Descripción del material
131–150	Gris	Ceniza con poca arcilla.
114–131	Gris claro	Arena, arcilla y materia orgánica altamente descompuesta.
97–114	Blanco–gris	Arena, arcilla y materia orgánica descompuesta.
90–97	Café oscuro	Arcilla y materia orgánica muy descompuesta
50–90	Café-negro	Material con presencia de materia orgánica descompuesta.
24–50	Café	Materia orgánica poco compacta, mayor descomposición que los 24 cm iniciales.
0–24	Café oscuro	Material con presencia de materia orgánica poco descompuesta y raicillas.

Tabla 2. Descripción estratigráfica detallada del núcleo de sedimento Cajas (CAJ). El núcleo de sedimento de 150 cm fue colectado de una laguna pequeña ubicada a 3935 m, en el km 30 de la carretera Cuenca-Molleturo, en el Parque Nacional Cajas (2°47'16,65"S; 79°12'37,92"W).

Profundidad (cm)	Color	Descripción del material
0–24	Café oscuro	Material con presencia de materia orgánica poco descompuesta con presencia de raicillas y materia vegetal. Restos de <i>Sphagnum</i> . Tierra humífera.
24–30	Café oscuro	Material poco compacto con presencia de materia orgánica un poco más descompuesta que los primeros 24 cm. Presencia de raicillas.
30–50	Café claro a beige	Material poco compacto con materia orgánica ligeramente más descompuesta que los primeros 30 cm. Presencia de raicillas.
50–65	Café oscuro	Material compacto con materia orgánica descompuesta. Presencia de raicillas.
65–75	Café grisáceo	Material compacto con materia orgánica muy descompuesta. Textura más fina que las anteriores capas.
75–90	Negro	Material con presencia de materia orgánica descompuesta.
90–92,5	Café oscuro	Material compacto con materia orgánica muy descompuesta. Textura más fina, posiblemente arcilla.
92,5–95	Negro	Material con presencia de materia orgánica descompuesta.
95–97	Café oscuro	Material compacto con materia orgánica muy descompuesta. Textura más fina, posiblemente arcilla.
97–98,5	Blanco	Material compacto con materia orgánica descompuesta. Presencia de arena.
98,5–100	Gris	Material compacto con materia orgánica descompuesta. Presencia de raicillas finas.
100–114	Gris–negro	Material menos compacto con materia orgánica descompuesta. Presencia de arcilla.
114–131	Gris	Material compacto con presencia de materia orgánica altamente descompuesta. Presencia de arena.
131–138	Gris claro	Material compacto con ausencia de materia orgánica. Presencia de ceniza y arcilla.
138–149,5	Gris oscuro	Material compacto con ausencia de materia orgánica. Presencia de ceniza con poca arcilla.

Tabla 3. Dataciones de radiocarbono ^{14}C . Las dataciones fueron realizadas en el Laboratorio Beta Analytic Inc. (Miami, USA) por medio de un acelerador de espectrometría de masas (AMS), del núcleo de sedimento Cajas. Para cada muestra se detalla su código, descripción, profundidad (cm) a la que fue tomada la muestra, datación calibrada (2σ cal).

Código del laboratorio	Descripción	Profundidad (cm)	^{14}C (AP)	2σ cal (AP)
464455	Materia orgánica con presencia de raíces.	51–52	1640 ± 40	1486 ± 74
455471	Materia orgánica con presencia de raicillas.	115–116	4910 ± 30	5618 ± 33
427134	Ausencia de material orgánica, color gris.	149 -150	6490 ± 30	7368 ± 58

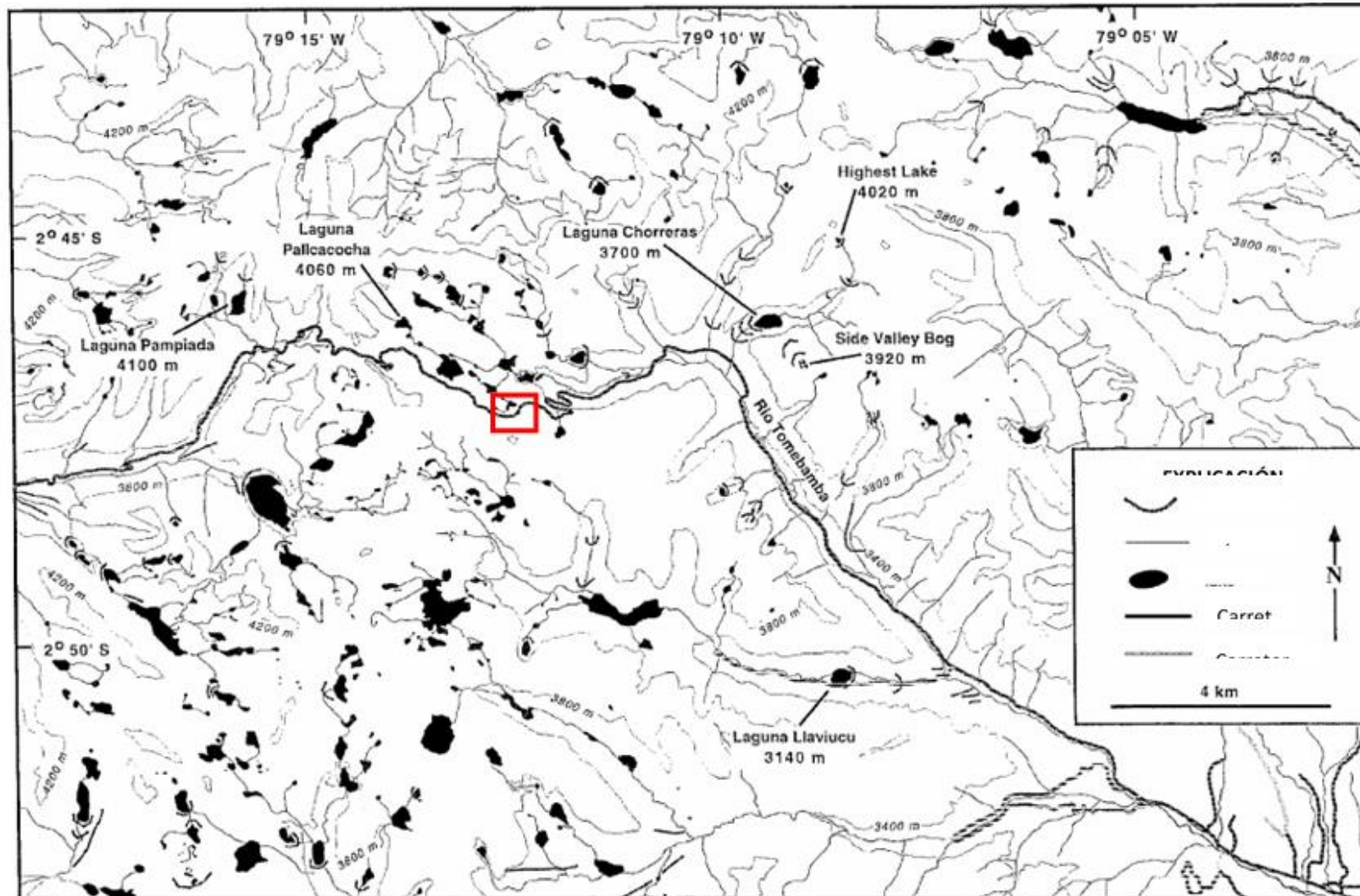
Tabla 4. Grupos ecológicos. A cada taxa encontrado en el conteo de polen se le asignó un grupo ecológico.

TAXA	GRUPOS ECOLÓGICOS					TAXA	GRUPOS ECOLÓGICOS				
	BMB	BMA	SPA	P	IH		BMB	BMA	SPA	P	IH
<i>Acalypha</i>	x					Melastomataceae		x			
<i>Alnus acuminata</i>		x				Mor/Urt	x				
Apiaceae				x		<i>Myrica</i>		x			
Asteraceae			x			<i>Myriophyllum</i>				x	
Brassicaceae				x		<i>Myrsine</i>		x			
Bromeliaceae			x			<i>Piper</i>	x				
Calceolariaceae			x			<i>Plantago</i>				x	
Caryophyllaceae				x		Poaceae				x	
Amar/Chen					x	<i>Podocarpus</i>		x			
<i>Clethra</i>		x				<i>Polylepis/Acaena</i>			x		
Cyperaceae				x		Ranunculaceae				x	
Ericaceae			x			Solanaceae		x			
Fabaceae			x			<i>Symplocos</i>		x			
Gentianaceae				x		<i>Valeriana</i>				x	
Gunneraceae				x		<i>Vallea stipularis</i>		x			
<i>Hedyosmum</i>		x				<i>Weinmannia</i>		x			
Hypericaceae			x			<i>Phlegmariurus</i>					x
<i>Juglans</i>		x				<i>Isoëtes</i>					x
Lamiaceae				x		<i>Debarya</i>				x	

BMB= Bosque Montano Bajo; **BMA=** Bosque Montano Alto; **PAR=** Páramo; **IH= Impacto Humano**

11.ANEXOS

ANEXO 1. Mapa de la región. Parque Nacional Cajas, las lagunas están representadas en negro, el cuadrado rojo representa la zona de estudio.


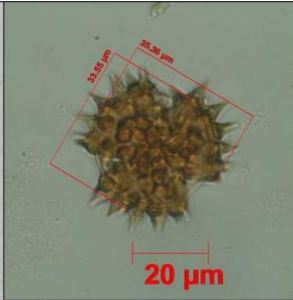
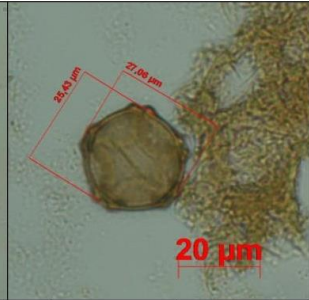
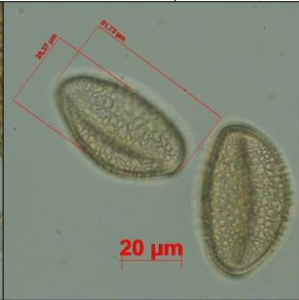
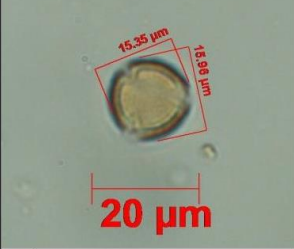
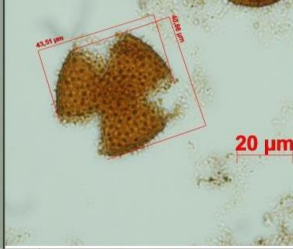
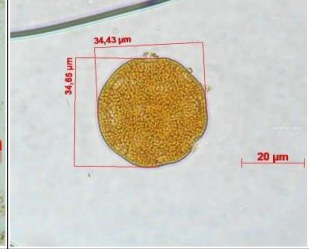

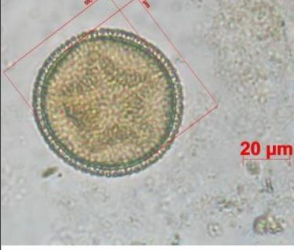
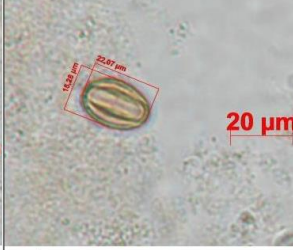


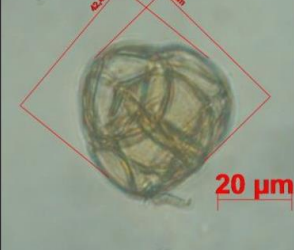

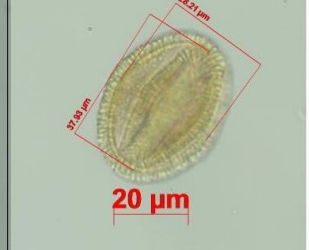



Fuente: Rodbell, Bagnato y Nebolini, 2002.

ANEXO 2. Protocolo de Pre-tratamiento Estándar. Modificado de Boada, 2013 (Faegri e Iversen, 1989)



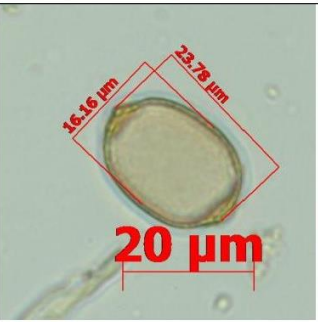


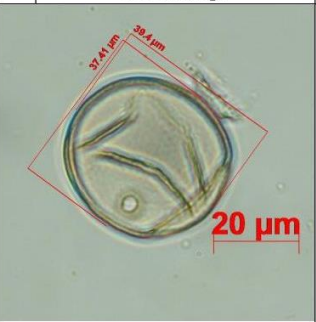


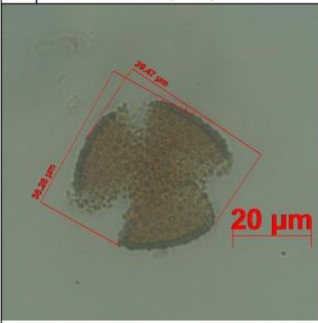

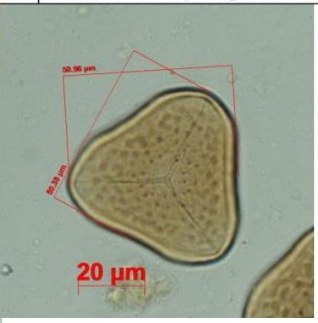
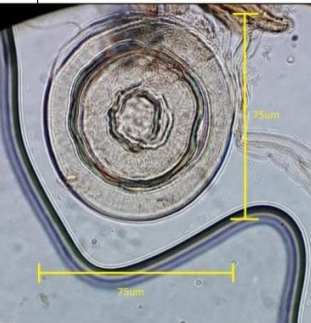
Fase	Procedimiento por pasos
1. Toma de muestra	<p>1.1 Retirar una fina capa de tierra antes de tomar la muestra (limpiar la zona de muestreo).</p> <p>1.2 Tomar la muestra con una espátula y colocarla en un tubo falcon previamente etiquetado.</p> <p>1.3 Limpiar el cilindro (0,25 cm³ /0,50 cm³) y la espátula para tomar la siguiente muestra (importante evitar contaminación).</p>
2 Eliminación de carbonatos y silicatos	<p>2.1 Colocar 1 tableta de Lycopodium (20848±1546) en cada tubo falcon (muestra).</p> <p>2.2 Añadir 3 ml de HCl 10% (4 ml depende de cuánto carbonato haya en la muestra).</p> <p>2.3 Esperar hasta que la tableta se disuelva y que la reacción haya terminado.</p> <p>2.4 Realizar 1 lavado (1) Añadir 4 ml de agua; (2) Centrifugar por 5 min a 3500 revoluciones; (3) Desechar lo sobrante en el envase de desechos de HCl.</p> <p>2.5 Añadir 4 ml de HF (importante usar guantes y gafas de protección).</p> <p>2.6 Dejar que reaccione por 24 horas (guardar en un lugar oscuro y tapado).</p> <p>2.7 Realizar 2 lavados (1) Añadir 4 ml de agua; (2) Centrifugar por 5 min a 3500 revoluciones; (3) Desechar lo sobrante en el envase de desechos de HF.</p>
3 Acetólisis	<p>3.1 Añadir 4 ml de Ácido Acético (CH₃COOH).</p> <p>3.2 Con una paleta mezclar hasta que todo este homogéneo.</p> <p>3.3 Centrifugar por 5 min a 3500 revoluciones.</p> <p>3.4 Desechar el sobrenadante en el envase de Ác. Acético. Quedarse con el pellet.</p> <p>3.5 Realizar 4 ml por muestra de una solución 9:1 de (9) Ác. Anhidrido acético y (1) Ácido sulfúrico.</p> <p>3.6 Mezclar bien con una paleta (importante: 1 paleta por muestra).</p> <p>3.7 Colocar las muestras a baño maría por 10 min.</p> <p>3.8 Centrifugar las muestras por 5 min a 3500 revoluciones.</p> <p>3.9 Desechar el sobrenadante en el envase.</p> <p>3.10 Realizar 2 lavados (1) Añadir 4 ml de agua; (2) Centrifugar por 5 min a 3500 revoluciones; (3) Desechar lo sobrante en el lavabo.</p> <p>3.11 Tamizar la muestra</p> <p>3.12 Desechar lo sobrante en el lavabo.</p> <p>3.13 Colocar la muestra en el eppendorf previamente etiquetado.</p>

ANEXO 3. Fotografías de polen y esporas de los taxa más representativos identificados en el núcleo de sedimento CAJ. Corresponden a los taxa más representativos de Bosque Montano Bajo y Alto, Subpáramo y Páramo.

			
1	2	3	4
<p>Apiaceae <i>Eryngium humile</i></p>	<p>Asteraceae</p>	<p>Betulaceae <i>Alnus acuminata</i></p>	<p>Bromeliaceae <i>Puya clava-herculis</i></p>
			
5	6	7	8
<p>Calceolariaceae <i>Calceolaria</i> sp.</p>	<p>Caprifoliaceae <i>Valeriana microphylla</i></p>	<p>Caryophyllaceae <i>Stellaria recurvata</i></p>	<p>Chenopodiaceae Amaranthaceae</p>
			
9	10	11	12
<p>Chloranthaceae <i>Hedyosmum cumbalense</i></p>	<p>Cunnoniaceae <i>Weinmannia rollotii</i></p>	<p>Cyperaceae <i>Carex</i> sp.</p>	<p>Elaeocarpaceae <i>Vallea stipularis</i></p>
			
13	14	15	16
<p>Ericaceae <i>Disterigma empetrifolium</i></p>	<p>Fabaceae</p>	<p>Gentianaceae <i>Gentiana</i> sp.</p>	<p>Hypericaceae <i>Hypericum laricifolium</i></p>

Fuente: Base de datos de polen y esporas del Laboratorio de Botánica Andina y Paleocología, Herbario QCA, PUCE

ANEXO 3. Fotografías de polen y esporas de los taxa más representativos identificados en el núcleo de sedimento CAJ. Corresponden a los taxa más representativos de Bosque Montano Bajo y Alto, Subpáramo y Páramo (continuación).

			
17 Melastomataceae <i>Brachyotum lindenii</i>	18 Melastomataceae <i>Miconia</i> sp.	19 Moraceae-Urticaceae <i>Pilea</i> sp.	20 Piperaceae <i>Piper andreaeanus</i>
			
21 Plantaginaceae <i>Plantago rigida</i>	22 Poaceae <i>Festuca</i> sp.	23 Podocarpaceae <i>Podocarpus</i> sp.	24 Rosaceae <i>Polylepis-Acaena</i>
			
25 Ranunculaceae <i>Ranunculus</i> sp.	26 Isoetaceae <i>Isoetes</i> sp.	27 Lycopodiaceae <i>Phegmarium</i> sp.	28 Zygnemataceae <i>Debarya</i> sp.

Fuente: Base de datos de polen y esporas del Laboratorio de Botánica Andina y Paleocología, Herbario QCA, PUCE.

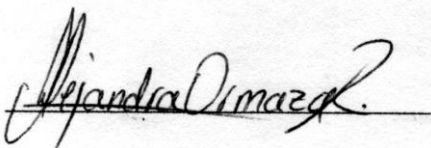
DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Alejandra Manuela Ormaza Rodríguez, con CC. 172335689-3, autora del trabajo de graduación intitulado: “Reconstrucción de la vegetación, el clima y el impacto humano durante el Holoceno medio y tardío en el páramo del Cajas, Cuenca – Ecuador”, previa la obtención del grado académico de LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

1.-Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 18 de febrero de 2019

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Alejandra Ormaza', is written over a horizontal line. The signature is cursive and somewhat stylized.

CC. 1723356893