



Artigo Original / Original Paper

Análisis de la lluvia de polen en un fragmento de bosque subandino en Colombia

Analysis of pollen rain in a subandean forest fragment in Colombia

Cristian Camilo Solano-Rodríguez^{1,3} & Jorge David Mercado-Gómez^{2,4}

Resumen

Se llevó a cabo un análisis de la lluvia de polen y su relación con la vegetación en un fragmento de bosque subandino en la cordillera Oriental Colombiana entre los 1.500 a 2.400 msnm. Transectos tipo RAP fueron llevados a cabo para realizar el inventario de la flora. Dentro de cada transecto se recolectaron muestras de musgos de forma aleatoria, los cuales fueron procesados en el laboratorio, con el fin de obtener datos de lluvia de polen. Con base en los conteos e identificación de los granos de polen y vegetación, se realizaron diagramas polínicos, estimaciones de diversidad y fue establecida la lluvia de polen y su relación con la vegetación. Análisis Clúster y de correspondencia sin tendencia (DCA) fueron elaborados para determinar la presencia de asociaciones ecológicas de polen vinculados con la altura. Un total de 66 palinomorfos fueron identificados, siendo el hábito arbóreo dominante. Los sitios ubicados a 2.100 y 2.400 msnm presentaron mayor diversidad con respecto al polen. El Clúster y el DCA marcan tres agrupaciones compuestas por especies que generan una posible línea divisoria entre el bosque subandino bajo del alto, con lo cual se generan nuevos resultados que pueden ser usados en las interpretaciones paleoecológicas.

Palabras clave: bosque andino, Colombia, lluvia de polen actual, paleoecología, palinología.

Abstract

We carried out a modern pollen rain analysis and established its relationship with a Subandean forest fragment in the Cordillera Oriental of Colombia between 1,500 - 2,400 masl. RAP transects were performed in order to identify plant species. In each transect, moss samples were collected randomly and processed at the laboratory in order to obtain pollen rain data. Based on pollen grains and vegetation identification and count, we developed pollen diagrams and diversity analysis, and determined the pollen rain and its relation with the vegetation. Cluster and Detrended correspondence analysis (DCA) were performed to determine altitude-associated ecological pollinic species assembly. A total of 66 palynomorphs were identified, being trees the dominant plant habit. The sites located at 2,100 and 2,400 m a.s.l. showed higher pollen diversity. Finally, the Cluster and the DCA show three main groups composed of species that generate a possible dividing line between the low and the high Subandean forest, resulting in new information that can be used for paleoecological interpretation.

Key words: Andean forest, Colombia, modern pollen-rain, paleoecology, palynology.

Introducción

En el Neotrópico los registros de palinomorfos en sedimentos del Cuaternario han contribuido al conocimiento e identificación de las variaciones climáticas que han afectado el continente americano

desde la Última Máxima Glaciación (UMG) hasta el Holoceno tardío (van der Hammen 1985). Estudios basados en polen sobre zonas Andinas han demostrado que los cinturones de vegetación (bosques subandino, andino, altoandino,

¹ Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), CCT CONICET, Depto. Paleontología, Av. Ruiz Leal s/n, Parque General San Martín, Mendoza 5500, Argentina.

² Universidad de Sucre, Dep. Biología y Química, Grupo Evolución y Sistemática Tropical, Cra 28 # 5-267, Sincelejo, Sucre, 700002, Colombia.

³ ORCID: <<https://orcid.org/0000-0002-8414-5439>>

⁴ Autor para la correspondencia: jorge.mercado@unisucra.edu.co

paramo, entre otros) migraron sobre la cota altitudinal en ciclos de transgresiones y regresiones inducidas por el efecto climático durante la UMG. Adicionalmente, variaciones en la vegetación fueron notorias en altiplanicies del norte de Sur América (Rull 2006; Rull *et al.* 2005; Stansell *et al.* 2005) y las tierras bajas de la Amazonia (Bush *et al.* 2000, 2001, 2002, 2004; Colinvaux *et al.* 2000; Paduano *et al.* 2003), producto de los cambios climáticos ocurridos en el Cuaternario.

Sin embargo, para realizar estas reconstrucciones paleoecológicas es de gran importancia tener en cuenta varios factores que determinan la representación de los granos de polen en las secuencias del Cuaternario, por ejemplo: producción de polen por especie, síndrome de polinización y su abundancia en la comunidad vegetal (Hooghiemstra 1984). Lo anterior es de gran relevancia ya que las plantas poseen diferente representación polínica según la especie y el ambiente (Bush 1991). Bajo este contexto, uno de los mecanismos para entender estos factores es el análisis de la lluvia de polen. Estos permiten conocer la relación entre la vegetación y su producción de polen, además se ha demostrado que por medio de estos estudios es posible identificar el síndrome de polinización (Moscol-Olivera *et al.* 2009). En este sentido, analizar la lluvia de polen es de gran importancia al momento de generar bases y modelos para entender la señal polínica en los espectros palinológicos del Cuaternario, ayudando así, a calibrar las reconstrucciones realizadas en este periodo (Haselhorst *et al.* 2013).

En los Andes colombianos se han llevado a cabo varios estudios que analizaron los cambios en la vegetación y el clima durante Pleistoceno y Holoceno (Bruning 2009; Duerto *et al.* 2006; Wille *et al.* 2000, 2001), utilizando como referencia trabajos que determinaron la relación entre la lluvia de polen y la vegetación (Grabot 1980; Melief 1984, 1989; Melief *et al.* 1985). No obstante, estos estudios no enfatizan en los cambios que se pueden observar al interior del bosque subandino, teniendo en cuenta que Cuatrecasas (1958) generó un sistema de clasificación de la vegetación dentro del cual dividió estos bosques en: subandino bajo (1.000–1.800 msnm) y alto (1.800–2.300 msnm); además algunas reconstrucciones paleoecológicas del Cuaternario también reportaron asociaciones de polen que corresponden a la clasificación de Cuatrecasas (Wille *et al.* 2001). Wille *et al.* (2001) propusieron un listado de especies que posiblemente pueden delimitarse por la altura en estos bosques;

sin embargo, no existe un análisis que puntualice en la representación polínica de las especies vegetales halladas en estos bosques y sí a través de la lluvia de polen se pueden establecer asociaciones polínicas que permitan una diferenciación entre el bosque subandino bajo y el alto.

En el presente estudio se llevó a cabo un análisis de la lluvia de polen moderna y su relación con la vegetación en un bosque subandino (1.500–2.400 msnm) sobre una localidad en cordillera Oriental colombiana (Cerro La Judía-Santander). Se analizó la diversidad polínica encontrada sobre las cotas altitudinales 1.500, 1.800, 2.100 y 2.400 msnm y la relación existente entre la lluvia de polen y la vegetación. De igual forma, se efectuaron diferentes análisis multivariados para determinar la presencia de asociaciones ecológicas de especies que estén relacionados con la altura y así determinar cuáles palinomorfos permiten establecer una posible línea divisoria entre el bosque subandino alto y bajo, de tal manera que se puedan mejorar las interpretaciones paleoecológicas en los Andes tropicales.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El Parque Natural Regional Cerro La Judía se localiza en el municipio de Floridablanca, departamento de Santander (Colombia), a 8 km al Sur de la Ciudad de Bucaramanga, en el área Suroriental de la cuenca superior del río Lebrija (Fig. 1), sobre una terraza inclinada del flanco oeste de la Cordillera Oriental. La temperatura media anual es de 23 °C y presenta una precipitación anual de 1.041 mm/año. Con respecto a la vegetación, este lugar está compuesto por bosques que han sido clasificados de acuerdo a la altura y precipitación en: 1) bosque muy húmedo alto Andino (Bmh-AA), 2) bosque húmedo Andino (Bh-A) y 3) bosque húmedo subandino (Bh-SA); además presenta áreas fragmentadas compuestas por especies de orden comercial como el maíz (Carmona-Duque 2013).

Levantamiento de la vegetación

Para llevar a cabo la comparación entre la vegetación y la lluvia de polen, se realizó inicialmente un inventario florístico utilizando los transectos RAP (Gentry 1982) modificados por Carmona-Duque (2013). Estos se ejecutaron entre los 1.500 a 2.400 msnm, con intervalos de 300 m entre cada punto (Fig. 1). Dentro los transectos se recolectaron y contabilizaron los ejemplares con

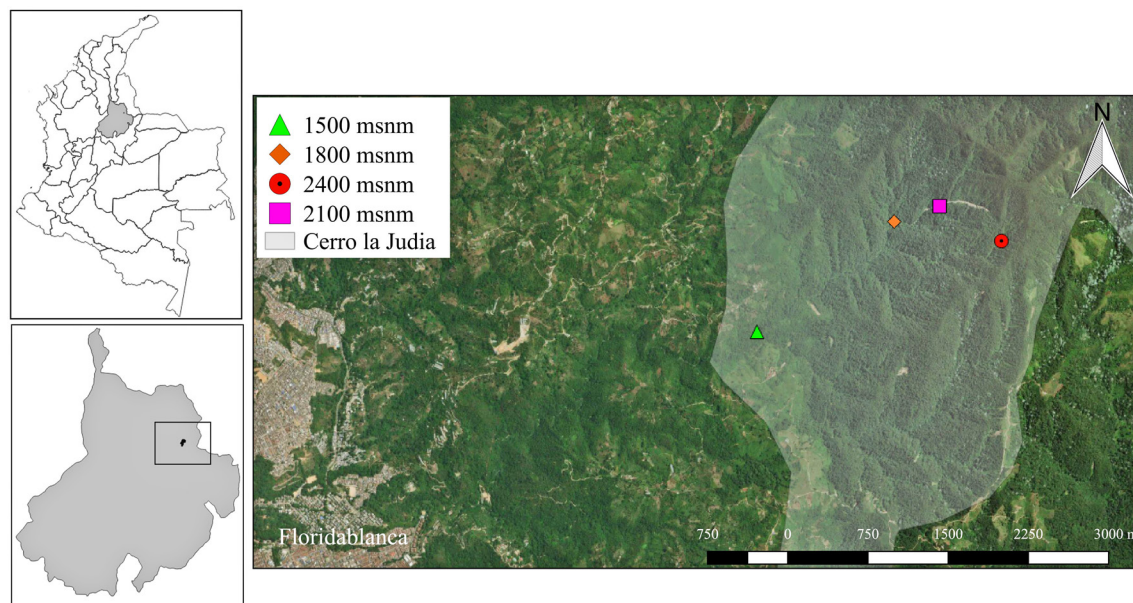


Figura 1 – Localización del área de estudio (Floridablanca - Santander) delimitación geográfica del Cerro la Judía y ubicación de los puntos de muestreo.

Figure 1 – Location of the study area (Floridablanca - Santander) geographic delimitation of Cerro la Judía and sampling points locations.

un DAP superior a 1 cm y se tomaron muestras de hierbas y arbustos en los caminos y quebradas. Posteriormente, las especies fueron procesadas e identificadas en el Herbario de la Universidad de Antioquia (los resultados completos de este análisis están descritos en el estudio de Carmona-Duque (2013)).

Análisis de la lluvia de polen

Para analizar la lluvia de polen moderna al interior de cada sub-transecto (5 parcelas) del muestreo tipo RAP se recolectaron muestras de musgos. Estas muestras fueron almacenadas en sobres de papel kraft, debidamente rotuladas según el transecto, sus parcelas y las fechas, para ser depositados en bolsas plásticas. En el laboratorio las muestras de cada transecto luego de ser homogenizadas y procesadas con KOH al 5%, fueron maceradas y tamizadas (500 micras). El producto del tamizaje fue centrifugado a 2.500 rpm \times 5 min y posteriormente deshidratado con ácido acético, para ser finalmente acetolizados (Erdtman 1986). Los residuos de la acetólisis fueron montados utilizando gelatina glicerina según la fórmula de Kissner (Fonnegra 1989) para su observación en el microscopio.

Para la identificación de los granos de polen se usaron atlas polínicos (Bogotá 2002; Bogotá *et*

al. 1996; Herrera & Urrego 1996; Hooghiemstra 1984; Mercado-Gómez 2007; Mercado-Gómez *et al.* 2007, 2011) y la colección de referencia de la palinoteca de la Universidad de Pamplona. Posteriormente un mínimo de 250 granos de polen y esporas fueron contados a través de un microscopio de luz transmitido marca Olympus en aumentos de 400X y 1000X.

Finalizado este proceso se establecieron agrupaciones de polen con base a: información taxonómica y el hábito de crecimiento (Gentry 1993; Simpson 2010). En este sentido, fueron clasificadas en hierbas, arbustos, arboles, lianas-epifitos y, helechos y afines. Estas agrupaciones fueron elaboradas con el fin de distinguir especies del bosque de aquellas que pueden brindar señales de pastizales y cultivos; teniendo en cuenta que el paisaje de cada punto de muestreo está compuesto por bosques fragmentados rodeados por pastizales y cultivos (Carmona-Duque 2013). La organización de datos en diagramas polínicos y el cálculo de porcentajes de las especies se realizó por medio de los programas Tilia y Tilia Graph (Grimm 1987); sin embargo, no fueron tenidos en cuenta los helechos y afines en la suma de polen, producto de la sobrerepresentación de sus esporas, las cuales le restan importancia a otros grupos taxonómicos (Melief 1984, 1989; Melief *et al.* 1985).

A partir de las asociaciones de vegetación se elaboraron dos clases de diagramas: (a) diagrama general, el cual contiene la distribución porcentual de cada una de las asociaciones (hábitos de crecimiento y helechos y afines). (b) Diagrama por especies, el cual contiene la distribución porcentual de cada uno de los taxones identificados e incluidos en los grupos ecológicos *versus* la altura. Una vez elaborados los diagramas, cada punto altitudinal fue descrito haciendo mención a los porcentajes de cada asociación ecológica y de las especies más representativas en cada ensamblaje. De igual forma, y con el fin de analizar el incremento o disminución en el número de taxones en cada punto de muestro se llevaron a cabo análisis de diversidad según los índices de Simpson y Shannon (Moreno 2001), tanto para plantas como polen, para relacionar la diversidad florística con la riqueza palinológica en cada punto muestreado.

Para determinar la relación existente entre la productividad de polen y la vegetación en los diferentes puntos altitudinales se realizaron los índices T (V/P), R (P/V) y MBV (*Mean Background Vale*) (Grabant 1980; Melief *et al.* 1985). Este último tiene en cuenta la suma de los valores (%) del taxón (es) en el espectro polínico/número total de levantamientos de campo en donde se presentaban el polen, pero estaban ausentes individuos del taxón en la vegetación. El MBV fue realizado con el fin de relacionar la presencia de polen exógeno y su probable influencia en la señal polínica (Velasquez 2004).

De igual forma, para establecer si los puntos muestreados compartían similitud en base a la riqueza de los tipos polínicos, se realizó el análisis Clúster, empleando índices de similitud que contemplaran tanto las abundancias como las ausencias-presencias. Bajo este contexto se emplearon las medidas de Bray-Curtis en el primer caso y en el segundo Jaccard. Asimismo, se efectuó un análisis de correspondencia sin tendencia (Detrended Correspondence Analysis - DCA) para determinar la presencia de posibles ensamblajes de los tipos polínicos y si dichas agrupaciones son el producto de la variación altitudinal existente en los puntos de muestro (para este análisis solo fueron tenidos en cuenta los tipos polínicos cuya representación superará el 1%). Todos los análisis multivariados fueron realizados en el programa PAST 2.17 (Hammer *et al.* 2001).

Resultados

Un total de 66 palinomorfos fueron encontrados en los 4 puntos muestreados (Tab. 1),

los cuales se distribuyen en 16 familias, 33 géneros y 17 especies de angiospermas, siendo los tipos polínicos más abundantes: Poaceae, Asteraceae, Melastomataceae, Rubiaceae y Euphorbiaceae en el caso de las familias; *Ambrosia* sp., *Acmella* sp., *Ageratina* sp., *Blakea* sp., *Graffenrieda* sp., y *Zanthoxylum* sp., para géneros y en las especies *Capsicum dimorphum* (Miers) Kuntze, *Impatiens sodenni* Engl. & Warb., *Viola stipularis* Sw. y *Zanthoxylum melanosticum* Schtdl. & Cham. De acuerdo al hábito de crecimiento, se hallaron 19 especies pertenecen a las hierbas, 18 representan árboles, 20 arbustos y 4 a lianas; también se encontraron 5 morfotipos pertenecen a helechos y afines (Fig. 2a,b).

Diversidad, representación y composición de la lluvia de polen

Muestra 1.500 msnm: presentó la diversidad más baja (Fig. 3a,b). Con respecto a la representación de los taxones por hábito, las especies arborescentes presentaron un alto porcentaje (25,5%) (Fig. 2a) y se encuentran representadas principalmente por Melastomataceae y Arecaceae; además con un aporte importante de granos de bosque Andino *Alnus* Mill. y *Podocarpus* L'Hér. *ex Pers.* estuvieron presentes (Fig. 4). En los arbustos (22,9%), Rubiaceae y Solanaceae fueron las familias más importantes y existe una buena representación de *Hedyosmum* (Fig. 2a); mientras que en el caso de las hierbas (51,1%) *Ageratina*, Asteraceae y Poaceae aparecen como taxones altamente representados y es clara la presencia de *Zea mays* L. como una especie cultivada. En las esporas se registran *Cyathea*, *Selaginella*, Lycopodiaceae, Monolete y Monolete psilado (Fig. 2b).

Muestra 1.800 msnm: presentó una mayor diversidad en comparación a la zona altitudinal anterior (Fig. 3a,b). Se caracteriza por un alto porcentaje de árboles (37,0%) (Fig. 2a), siendo las familias Melastomataceae y Arecaceae al igual que en 1.500 msnm, las que poseen mayor representación de polen; además es importante resaltar la aparición de *Zanthoxylum* (Fig. 4). Sobre los arbustos (27,1%), el espectro de polen está compuesto por Solanaceae, Rubiaceae y aparecen granos de *Stigmatophyllum* (solo en este punto).

Las hierbas alcanzan un 34,2% (Fig. 2a) siendo los granos identificados como Asteraceae el grupo dominante (7,9%). No obstante, son importantes otros taxones de esta familia como *Ageratina*, *Ambrosia* y *Acmella*; además Euphorbiaceae,

Tabla 1 – Listado de los diferentes palinomorfos encontrados en la lluvia de polen. La numeración corresponde al nivel altitudinal donde fue encontrado. 1) 1.500, 2) 1.800, 3) 2100 y 4) 2.400.

Table 1 – List of the different palynomorphs found in the pollen rain. The numbering corresponds to the altitudinal level where it was found. 1) 1,500, 2) 1,800, 3) 2100 and 4) 2,400.

Hierbas	Melastomataceae ^{1,2,3,4}	<i>Palicourea</i> sp. ²
Asteraceae ^{1,2,3,4}	<i>Miconia</i> sp. ^{2,3,4}	<i>Psychotria aubletiana</i> ^{2,3}
<i>Ambrosia</i> sp. ^{1,2,3,4}	<i>Blakea</i> sp. ^{3,4}	<i>Casearia</i> sp. ^{1,2,3,4}
<i>Acmella</i> sp. ^{1,2,3,4}	Myrtaceae ^{1,2,3,4}	<i>Rubus</i> sp. ^{2,3,4}
<i>Taraxacum</i> sp. ^{1,2,4}	<i>Quercus humboldtii</i> . ^{2,3,4}	Solanaceae ^{1,2,3,4}
<i>Ageratina</i> sp. ^{1,2,3,4}	<i>Ficus</i> sp. ^{2,3,4}	<i>Cestrum</i> sp. ^{1,2,3,4}
Acanthaceae ^{1,2,3,4}	<i>Artocarpus</i> sp. ^{2,3,4}	Ericaceae ^{2,3,4}
<i>Justicia</i> sp. ^{2,3}	<i>Calycolpus moritzianus</i> ^{2,3}	<i>Stigmatophyllum</i> sp. ²
<i>Eryngium</i> sp. ^{3,4}	<i>Podocarpus</i> sp. ^{1,2,3}	Lianas y Afines
<i>Impatiens sodenii</i> ^{3,4}	<i>Monnina fastigiata</i> ^{3,4}	Bromeliaceae ^{1,2,3,4}
<i>Monina</i> sp. ^{3,4}	<i>Siparuna aspera</i> ^{3,4}	<i>Bomarea hirsuta</i> ^{2,3}
Cheno-Amara ^{1,2}	<i>Zanthoxylum</i> sp. ^{2,3,4}	Passifloraceae ^{2,3,4}
Euphorbiaceae ^{1,2,3,4}	<i>Zanthoxylum melanostictum</i> ^{3,4}	<i>Passiflora alnifolia</i> ^{3,4}
<i>Phytolacca rivinoides</i> ^{3,4}	Arbustos	Helechos y afines
Cyperaceae ^{1,2,4}	<i>Ilex</i> sp. ^{3,4}	Lycopodiaceae ^{1,2,3,4}
<i>Capsicum dimorphum</i> ^{1,2}	<i>Centropogon</i> sp. ^{3,4}	<i>Selaginella</i> sp. ^{1,2,3,4}
Poaceae ^{1,2,3,4}	<i>Weinmannia</i> sp. ⁴	Monolete perinado ^{2,3,4}
<i>Zea mays</i> ^{1,2}	<i>Hedyosmun</i> sp. ^{1,2,3,4}	Monolete psilado ^{1,2,3,4}
Lamiaceae ^{2,3,4}	<i>Siphocampylus</i> sp. ^{3,4}	Monolete ^{1,2,3,4}
<i>Viola stipularis</i> ^{3,4}	<i>Graffenrieda</i> sp. ^{3,4}	
Arboles	<i>Clethra</i> sp. ^{1,2,3,4}	
Arecaceae ^{1,2,3,4}	<i>Tibouchina lepidota</i> ^{3,4}	
<i>Alnus</i> sp. ^{1,2,3,4}	<i>Tibuchina</i> sp. ^{2,3,4}	
<i>Bactris</i> sp. ^{2,3}	Rubiaceae ^{1,2,3,4}	
<i>Cyathea</i> sp. ^{1,2,3,4}	<i>Cephaelis</i> sp. ^{3,4}	
<i>Croton</i> sp. ^{2,3,4}	<i>Faramea</i> sp. ^{2,3}	

Lamiaceae y Acanthaceae (*Justicia*) presentaron altos porcentajes. En el hábito lianas y epífitas (1,5%) se halló a Passifloraceae y Bromeliaceae. Con respecto a la representación de las esporas Lycopodiaceae, *Cyathea*, *Selaginella*, Monolete y Monolete psilado son constantes (Fig. 2a); asimismo aparece el Monolete perinado.

Muestra 2.100 msnm: sigue incrementando considerablemente la diversidad (Fig. 3a,b), a tal punto que esta localidad presenta los mayores valores. Asimismo, también incrementa la representación de los árboles 36,6% (Fig. 3). En este grupo también incremento Melastomataceae con el mayor porcentaje, seguida por *Zanthoxylum*

L. Además, aparecen granos de los géneros *Artocarpus* J.R. Forst. & G. Forst., *Blakea* P. Browne, *Croton* L., *Ficus* y las especies *Monnina fastigiata* (Bonpl.) DC., *Siparuna aspera* (Ruiz & Pav.) A. DC. y *Z. melanostictum* (Fig. 4). En la representación de arbustos (32,9%) (Fig. 3) se encontraron palinomorfos de *Casearia* Jacq., Rubiaceae, Solanaceae y *Tibuchina*. Al igual que en los elementos arborescentes, en los arbustos surgen varios taxones típicos del bosque andino como son: *Ilex*, *Centropogon*, *Weinmannia*, *Siphocampylus*, *Graffenrieda*, *Clethra* y *Tibuchina lepidota* (Fig. 4). Dentro del hábito herbáceo (24,7%) Asteraceae y Acanthaceae tuvieron una

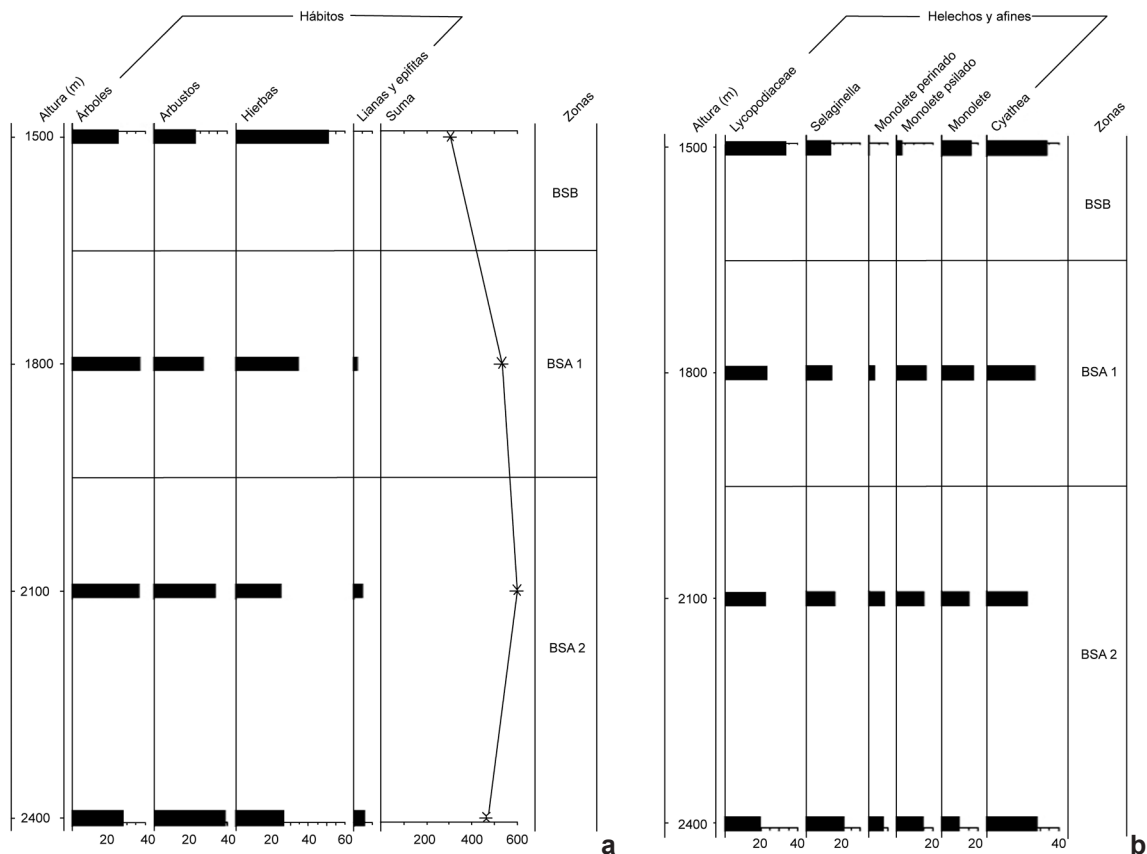


Figura 2 – Diagrama polínico de las agrupaciones palinológicas basadas en los hábitos de crecimiento de las especies. (a) Incluidas en la suma de polen y (b) no incluidas en la suma de polen.
Figure 2 – Pollen diagram of the palynological association which are based on the growth habits of the species. (a) Included in the pollen sum and (b) not included in the pollen sum.

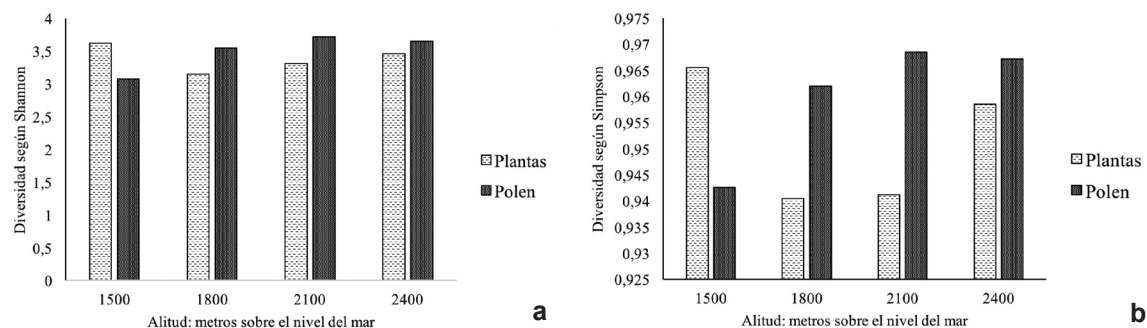


Figura 3 – Diversidad de especies para los puntos de muestreo según los índices diversidad de Simpson (a) y Shannon (b).
Figure 3 – Species diversity for the samples points according (a) Simpson and (b) Shannon index.

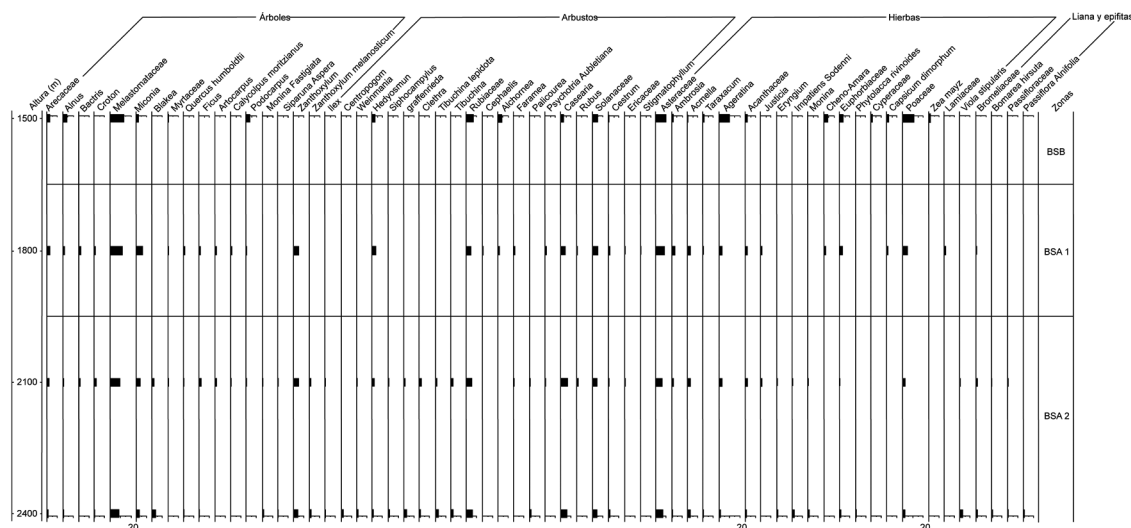


Figura 4 – Diagrama polínico de todos los taxones hallados en la lluvia de polen en el bosque subandino.
Figure 4 – Pollen diagram of all taxa found in the pollen rain at the subandean forest.

importante representación; mientras que a nivel de géneros *Ageratina* y *Justicia* (taxones que hacen parte de estas familias) están presentes con mayor concentración; además aparecen *Phytolacca rivinoides* Kunth & C.D. Bouché, *Monnina* sp., *I. sodenii*, *V. stipularis* y *Eryngium* sp. Las lianas y epífitas representaron el 4,6% de la lluvia de polen, con la presencia de Bromeliaceae, Passifloraceae, *Passiflora alnifolia* Kunth y *Bomarea hirsuta* (Kunth) Herb. Las últimas especies aparecen por primera vez en el registro. Para el caso de las esporas se encontró que Lycopodiaceae, *Selaginella*, *Cyatheta*, *Monoete*, *Monoete perinado* y *Monoete psilado* (Fig. 2b) continúan siendo constantes sobre el registro de polen.

Muestra 2.400 msnm: la diversidad decrece ligeramente con respecto a 2.100 msnm (Fig. 3a,b). En términos generales los árboles presentan un 28,2% (Fig. 2a). Melastomataceae presenta el mayor porcentaje, seguido por los tipos polínicos *Miconia* y *Blakea* (Fig. 4). Para esta altitud los arbustos están mejor representados por un 39,2% en la lluvia de polen y están compuestos por Rubiaceae, *Casearia*, *Graffenrieda*, *Tibouchina lepidota* (Bonpl.) Baill., *Siphocampylus*, *Eryngium* y *Weinmannia* (Fig. 4). En el caso de las lianas-epífitas su porcentaje no superó el 6% y Bromeliaceae, Passifloraceae y *Bomarea hirsuta* son especies representativas de este grupo. Al igual que en los anteriores puntos muestreados Lycopodiaceae, *Selaginella*, *Cyatheta*, *Monoete* *Monoete perinado* y *Monoete psilado* aparecen en el registro de polen (Fig. 2b).

Relación entre la lluvia de polen y la vegetación

Al realizar comparaciones entre los datos de la vegetación (Carmona-Duque 2013) y los conteos de polen, en términos de diversidad, se pudo establecer que existe una relación directamente proporcional entre la flora y la lluvia de polen, respecto al gradiente altitudinal (Fig. 3a,b); es decir a medida que incrementa la altura, igual lo hace la diversidad florística y palinológica. En términos de homogeneidad (Shannon) el patrón de crecimiento de la diversidad fue similar tanto en flora como en el espectro polínico, no se observaron diferencias significativas. Sin embargo, los resultados son contrastantes al comparar la dominancia de Simpson (Fig. 3b). En este sentido, excluyendo 1.500 msnm, el cual presentó mayor diversidad tanto en Shannon como Simpson, la lluvia de polen presentó valores superiores en todos los puntos de muestreo que la vegetación (Fig. 3b). Con respecto a la relación polen/vegetación, se encontraron 11 especies compartidas entre la lluvia de polen y la vegetación. Los datos obtenidos a través de los índices son descritos a continuación de forma individual para cada taxón.

Quercus humboldtii: la información adquirida a partir de los índices T (0.3) y R (2.7) indican que la representación de polen es alta en el espectro polínico. El índice MBV (0.3) muestra que los granos de polen de esta especie tienen muy poca capacidad de dispersión (Tab. 2).

Blakea: los datos obtenidos a partir de los índices T (0.4) y R (2.5) indican que la representación en el espectro polínico es alta. El índice MBV (1.2) muestra que los granos de polen de esta especie tienen muy poca capacidad de dispersión (Tab. 2).

Graffenrieda: la información adquirida a partir de los índices T (1.8) y R (0.5) indican que la representación en el espectro polínico es baja. El índice MBV (2.4) que los granos de polen de esta especie tienen poca capacidad de dispersión y pueden influir en la interpretación del espectro polínico (Tab. 2).

Miconia: los datos obtenidos a partir de los índices T (13.5) y R (0.7) indican que la representación en el espectro polínico es baja. El índice MBV (1.1) muestra que los granos de polen de esta especie tienen muy poca capacidad de dispersión (Tab. 2).

Faramea: la información adquirida a partir de los índices T (1.9) y R (0.5) indican que la representación en el espectro polínico es baja. El índice MBV (1.1) muestra que los granos de polen de esta especie tienen muy poca capacidad de dispersión (Tab. 2).

Palicourea: los datos obtenidos a partir de los índices T (1.8) y R (0.5) indican que la representación en el espectro polínico es baja. El índice MBV (0.5) muestra que los granos de polen de esta especie tienen muy poca capacidad de dispersión (Tab. 2).

Hedyosmun: la información adquirida a partir de los índices T (1.2) y R (0.8) indican que la representación en el espectro polínico es baja. El índice MBV (2.5) indica que los granos de polen de esta especie tienen poca capacidad de dispersión (Tab. 2).

Alchornea: los datos obtenidos a partir de los índices T (1.0) y R (0.9) indican que la representación en el espectro polínico es baja. El índice MBV (1.1) muestra que los granos de polen de esta especie tienen muy poca capacidad de dispersión (Tab. 2).

Zanthoxylum: los datos obtenidos a partir de los índices T (0.1) y R (6.5) indican que la representación en el espectro polínico es alta. El índice MBV (4.9) muestra que los granos de polen de esta especie tienen buena capacidad de dispersión e influyen en la interpretación del espectro polínico (Tab. 2).

Cestrum: los datos obtenidos a partir de los índices T (0.3) y R (3.1) indican que la representación en el espectro polínico es alta. El índice MBV (0.3) indica que los granos de polen de esta especie tienen muy poca capacidad de dispersión (Tab. 2).

Solanum: Los datos obtenidos a partir de los índices T (0.1) y R (8) indican que la representación en el espectro polínico es muy alta. El índice MBV (1.0) indica que los granos de polen de esta especie tienen muy poca capacidad de dispersión (Tab. 2).

Tabla 2 – Relación entre los valores del porcentaje en la vegetación y en el espectro polínico (%) para las muestras y valores del índice MBV, el cual mide la capacidad de dispersión polínica.

Table 2 – Relationship between the values of the percentage in the vegetation and in the pollen spectrum (%) for the samples and values of the MBV index, which measures the pollinic dispersion capacity.

Taxón	R	T	MBV
<i>Quercus humboldtii</i>	2.7	0.3	0.3
<i>Blakea</i>	2.5	0.4	1.2
<i>Graffenrieda</i>	0.5	1.8	2.4
<i>Miconia</i>	0.7	13.5	1.1
<i>Faramea</i>	0.5	1.9	1.1
<i>Palicourea</i>	0.5	1.8	0.5
<i>Hedyosmun</i>	0.8	1.2	2.5
<i>Alchornea</i>	0.9	1	1.1
<i>Zanthoxylum</i>	6.5	0.1	4.9
<i>Cestrum</i>	3.1	0.3	0.3
<i>Solanum</i>	8	0.1	1

Distribución altitudinal de la lluvia de polen

Teniendo en cuenta los datos tanto las abundancias como las presencias-ausencias (Fig. 5a,b) el análisis clúster, generó dos agrupaciones. En el primer caso 1.500 msnm presentó menor similitud (50% tanto para Bray-Curtis y como para Jaccard) respecto a las otras localidades, de tal forma que fue separado. El segundo grupo con una similitud de 70%, asumiendo abundancias y 60% en presencias-ausencias, agrupa 1.800, 2.100 y 2.400 msnm. No obstante, con una similitud de 78% en Bray-Curtis y 85% en Jaccard 2.100 y 2.400 conforman una subdivisión que excluye a 1.800 msnm (Fig. 5a,b).

Por su parte en el DCA (Fig. 6) los datos son explicados en un 93% en los dos primeros axis. En este sentido, el 79% es explicado por el axis 1; mientras que el 14% por el axis 2. Bajo este contexto, se generaron cinco agrupaciones o asociaciones ecológicas según la distribución altitudinal de las especies. El primer grupo está compuesto por las especies cuya distribución supera los 2.100 msnm, hacen parte de este *Monnina*, *M. fastigiata*, *Miconia*, *Zanthoxylum*

melanostictum, *Ilex*, *Centropogon*, *Blakea*, *Siparuna aspera*, *Passifloraceae*, *Eryngium*, *Bomarea hirsuta* y *Phytolacca rivinoides*. En el segundo grupo se distinguen aquellos taxones que se distribuyen entre 1.800 a 2.400; sin embargo, la representación de estos granos se incrementa por encima de los 2.100 (Fig. 6). Hacen parte de este grupo, *Acmella*, *Croton*, *Zanthoxylum*, *Ficus*, *Artocarpus*, *Quercus humboldii*, *Bromeliaceae*, *Casearia*, *Cestrum* y *Rubus*. El tercer ensamblaje asocia aquellos taxones cuya distribución se encuentra entre los 2.100 y 1.800 msnm; empero, su abundancia es mayor sobre los 1.800 msnm. Sobre dicha asociación se encuentran *Justicia*, *Ficus*, *Centropogon* y *Psychotria aubletiana* Steyerl. (Fig. 6). En el cuarto grupo se incluyen los taxones cuya distribución se encuentra sobre todo el rango altitudinal, pero con mayor abundancia en 2.100: *Acantaceae*, *Asteraceae*, *Arecaceae*, *Euphorbiaceae*, *Hedyosmum*, *Melastomataceae*, *Poaceae*, *Rubiaceae*, entre otras, conforman esta asociación (Fig. 6). El quinto grupo está conformado por las especies *Cheno-Amara*, *Croton*, *Artocarpus* y *Bactris* cuya distribución se encuentra entre los 1.500 a 1.800 msnm pero con mayor incidencia a los 1.500 msnm.

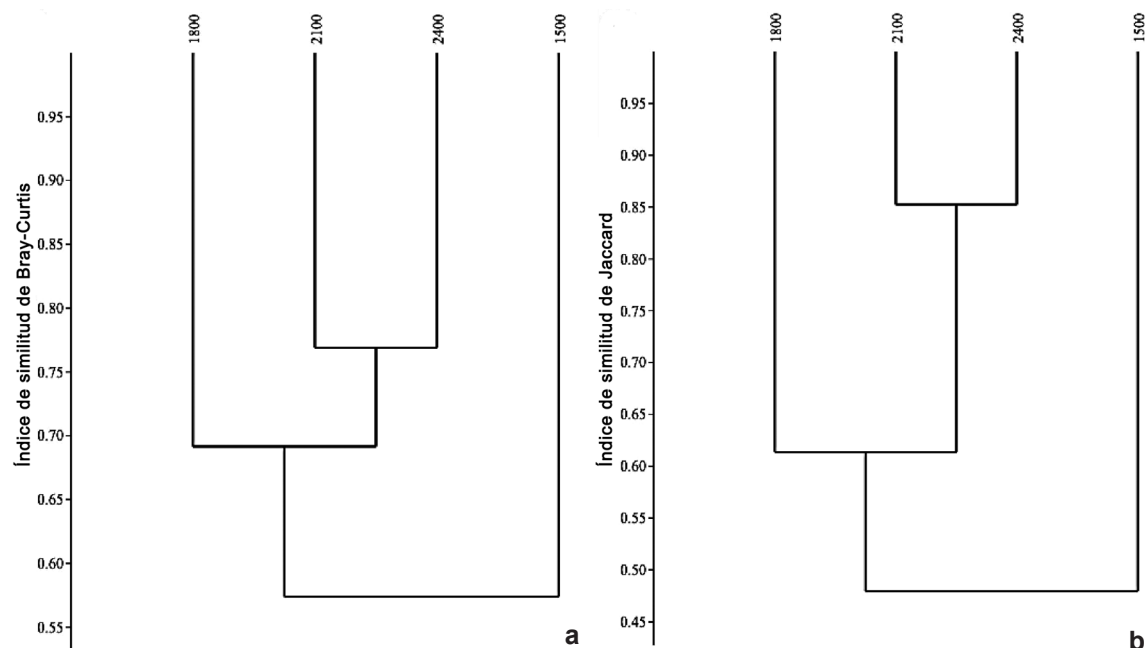


Figura 5 – Análisis clúster de los puntos de muestreo según los (a) índices de similitud de Bray- Curtis y (b) Jaccard.
Figure 5 – Cluster analysis of samples points according to (a) Bray – Curtis and (b) Jaccard similarity index.

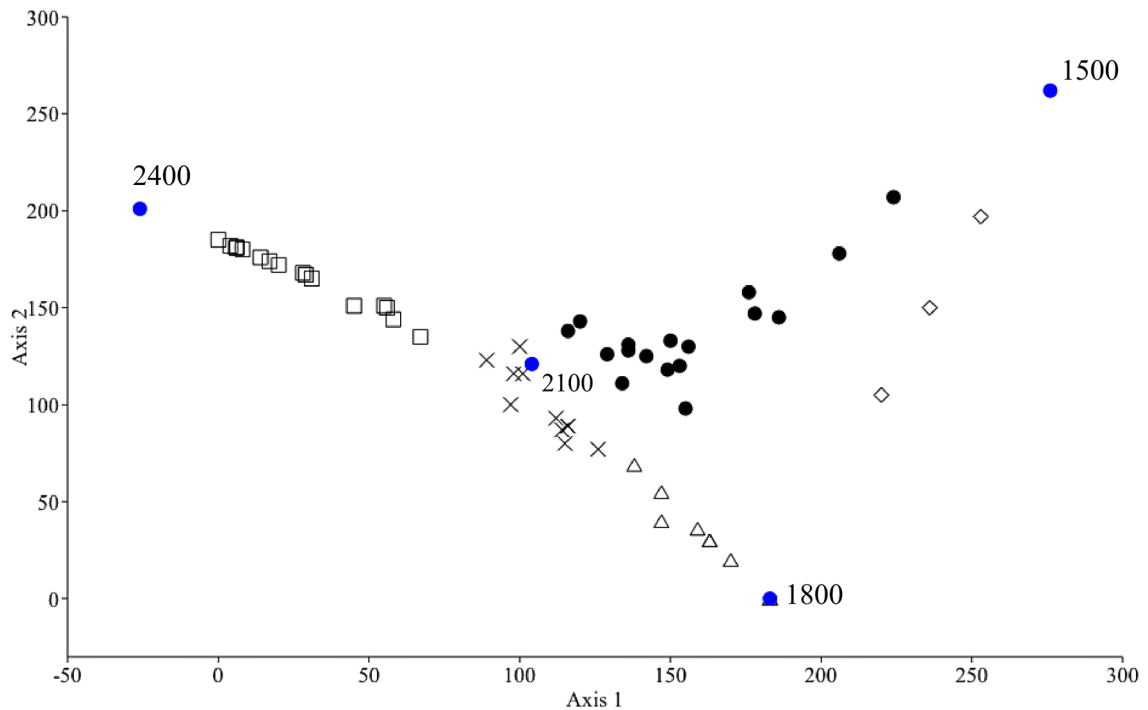


Figura 6 – Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) de las especies halladas en el espectro polínico en el cerro la judía. Especies distribuidas por encima de los 2100 msnm (cuadros); entre 2400 a 1800 msnm, pero con mayor abundancia en 2100 msnm (equis); entre 2100 a 1800 metros sobre el nivel del mar, pero con mayor abundancia en 1800 msnm (triángulos), en todo el rango altitudinal, pero con mayor abundancia en 2100 msnm (puntos negros); entre 1800 a 1500 msnm, pero con mayor abundancia 1500 msnm (rombos).

Figure 6 – Detrended correspondence analysis (DCA) of the species found in the pollen spectrum in the hill the Judia. Species distributed above 2100 masl (squares); between 2400 to 1800 masl, but with greater abundance in 2100 masl (x); between 2100 and 1800 meters above sea level, but with a greater influence 1800 meters above sea level (triangles), in the entire altitudinal range, but with greater abundance 2100 meters (black points); between 1800 to 1500 masl, but with greater abundance 1500 masl (rhombuses).

Discusión

Diversidad, representación y composición de la lluvia de polen

De los 66 palinomorfos hallados en el registro polínico los taxones con mayor abundancia son las familias Poaceae, Melastomataceae, Rubiaceae y Asteraceae, lo cual es consecuente con dos factores importantes. El primero evoca a la producción de polen de estos grupos y el segundo a la diversidad y abundancia de estas familias en los Andes. En el primer caso se ha establecido que estos taxones producen una gran cantidad de granos por individuo, lo que es notorio en la lluvia de polen como sobrerrepresentación (Melief 1984, 1989; Melief *et al.* 1985). Lo anterior ha sido reportado en Poaceae a tales niveles que algunos autores sugieren su exclusión de la suma de polen e interpretar su representación de forma independiente (Bush 2002). En el caso

de Melastomataceae (*Blakea* sp. y *Graffenrieda* sp.) y Rubiaceae la alta densidad polínica puede ser explicada por la gran abundancia y diversidad de sus especies en los bosques Andinos (Mendoza & Ramírez 2006; Mendoza *et al.* 2004). Asimismo, en Asteraceae (*Ambrosia* sp., *Acmella* sp. y *Ageratina*) la sobrerrepresentación ya ha sido reportada en el caso de los páramos (Grabant 1980); no obstante, en bosques subandinos, no había sido reportada su alta concentración. En este sentido, esta puede ser el producto de la cercanía de los puntos de muestreo a zonas antropizadas como los pastizales y cultivos, teniendo en cuenta que esta familia ha sido catalogada como una planta pionera Junto con Poaceae (Díaz-Piedrahita & Obando 2003).

Lo anterior también puede explicar la alta representación de las hierbas y cultivos en los 1.500 msnm donde se encontraron granos de polen *Zea mays*. Esta localidad, no presenta especies

particularmente distinguibles de otros puntos de muestreo (Fig. 5a,b); además, se encuentra florísticamente aislada de los otros puntos de muestreo, e incluso el paisaje en esta zona puede ser considerado como un mosaico agropastoril (Carmona-Duque 2013), en el cual los fragmentos de bosque se encuentran rodeados por cultivos de maíz, y zonas de pastoreo de ganado.

En 1.800 msnm son más dominantes los árboles, presentando el mayor porcentaje en comparación con la localidad 1.500; además la diversidad también incrementa, con la aparición de nuevos taxones en el registro polínico (Fig. 4) que marcan en esta localidad una diferencia altitudinal. Cuatrecasas (1958) dentro de su sistema de clasificación propuso esta altitud como la zona de transición entre el bosque subandino bajo, del alto, lo cual explica la presencia de elementos de bosques bajos, pero también de especies cuya concentración polínica incrementa posterior a los 2.100 msnm.

En 2.100 y 2.400 msnm, no se encontraron grandes diferencias en términos de riqueza. Asimismo, estas localidades representan las zonas con mayor diversidad, producto de la aparición en la lluvia de polen de varias especies de plantas no reportadas a alturas menores (Fig. 4). La aparición de estos taxones en el registro polínico, marcan claramente una diferencia entre el bosque subandino bajo, del bosque alto. Aunque Cuatrecasas (1958) señala la separación de bosque subandino bajo del alto a los 1.800 msnm; no obstante, en términos de lluvia de polen en el cerro la Judía, esta diferenciación se hace más notoria a partir de los 2.100 msnm. De esta forma, para señalar transgresiones o regresiones de la vegetación durante el Cuaternario en esta cota altitudinal, es relevante observar granos de polen de especies que ocurren por encima de los 2.100 msnm y así determinar un cambio en el clima que haya afectado la flora (Wille *et al.* 2000, 2001).

Relación entre la lluvia de polen y la vegetación

Los bosques Andinos son ecosistemas altamente diversos, incluso son considerados “hotspots”, en los cuales existen patrones en la diversidad asociados a la altitud (Molau 2004). En este sentido, se ha propuesto que la diversidad disminuye con respecto a la altura, lo cual es notable en la vegetación de la Judía, donde la diversidad es mucho mayor en 1.500 msnm con respecto a 2.100, donde se observa una disminución. No obstante,

en el registro de polen este patrón es ligeramente inverso a lo propuesto en los bosques Andinos, es decir la diversidad tiende a disminuir con la altitud. Markgraf (1980) ha puntualizado que, en sistemas montañosos cercanos a valles, tal como es el caso de la judía, los vientos pueden producir que el flujo de polen de bosques localizados en los piedemontes de las montañas, sean transportados hacia zonas más altas. Este patrón no solo explica el incremento de la diversidad polínica hacia zonas de mayor altura (2.100 msnm), también la baja relación encontrada entre la lluvia de polen y la flora.

En términos de dominancia (diversidad) se observa una mayor dominancia de algunos taxones en el espectro polínico, en comparación con sus homólogos vegetales. Esto puede estar relacionado con la producción y dispersión de polen en plantas vasculares, la cual puede variar ampliamente entre familias, debido al síndrome de polinización al cual están sujetas (Armbruster 1993). Especies entomófilas suelen producir menor concentración de polen, en comparación a taxones anemófilos como *Quercus*, los cuales generan grandes cantidades de granos para incrementar la eficacia de su reproducción (Cruden 2000).

Teniendo en cuenta lo anterior, un aspecto importante al momento de analizar la relación entre la lluvia de polen y la vegetación circundante, es comprender el tipo de polinización que presentan las especies. Bajo este contexto, se pudo establecer que los taxones *Blakea*, *Cestrum*, *Solanum* (Solanaceae) y *Quercus humboldtii* poseen un síndrome de polinización entomófilo y anemófilo, respectivamente. *Q. humboldtii* es una especie anemófila con una alta representación en el espectro polínico (van der Hammen & Hooghiemstra 2003); mientras que especies de la familia Solanaceae y el género *Blakea* (Melastomataceae) tienen polinización melitofila (Albuquerque *et al.* 2006), por lo que se esperaría una baja representación en la lluvia polínica; sin embargo, estos taxones fueron hallados con alta concentración, lo cual se debe a que las plantas o individuos de estos taxones se encuentran con una alta tasa poblacional en el sitio de muestreo (Carmona-Duque 2013).

En el caso de *Alchornea*, *Faramea*, *Graffenrieda*, *Miconia* y *Palicourea* los resultados de los índices muestran que su representación en el espectro polínico es baja, al igual que su capacidad de dispersión, lo cual puede ser explicado por el tipo de polinización que estos presentan. *Alchornea* ha sido descrito como un género que posee polinización entomófila, pero con alta

producción de polen (Renner & Feil 1993) que es liberado en el viento, lo cual explica que esta especie sea reportada en varios estudios de lluvia de polen (Lewis 1986; Niemann *et al.* 2010) y que su hallazgo en el espectro de polen del Cuaternario puede significar la presencia del taxón cerca al punto de muestreo. En el caso de *Graffenrieda*, *Faramea* y *Palicourea*, su presencia puede al igual que en *Blakea* y Solanaceae deberse a factores ambientales (viento) o a la caída de los granos de sus polinizadores, ya que los tres géneros poseen polinización entomófila y ornitofilia (Maruyama *et al.* 2010; Taylor 1997).

En el caso de *Zanthoxylum* los índices indican que este género posee una representación en el espectro de polen alta, y buena capacidad de dispersión, siendo consecuente con el síndrome de anemófila presente en este taxón (Bullock 1994). Lo anterior sugiere que sus especies produzcan altas concentraciones de granos, siendo dispersados por el viento (Bullock 1994).

Hedyosmum fue registrado en este estudio como una especie con baja representación en el polen y poca capacidad de dispersión, resultado contradictorio con lo observado por varios autores (Melief 1984, 1989; Niemann *et al.* 2010), quienes lo considera como una especie sobrerrepresentada con relación a sus valores de cobertura en la vegetación. Empero, al observar los datos de cobertura de la vegetación en la Judía, se detalla una baja representación de individuos (Carmona-Duque 2013) en los 4 puntos muestreados, lo cual puede explicar la poca representación de esta especie en la lluvia de polen.

Distribución altitudinal de la lluvia de polen

Los resultados del Clúster muestran que existe una separación entre las muestras tomadas en los 1.500 msnm de aquellas ubicadas entre los 1.800 a 2.400 msnm, lo que en términos del sistema de clasificación propuesto por Cuatrecasas (1958), se traduce en el bosque subandino bajo (1.000–1.800 msnm) y el alto (1.800–2.400 msnm).

Las 5 asociaciones generadas a partir del DCA indican la presencia de dos tipos de grupos taxonómicos, aquellos con amplia distribución o limitados a un gradiente altitudinal. Taxones con distribución limitada han sido hallados en estudios de lluvia de polen por Grabanot (1980) en la cordillera Oriental entre 2.100 a 2.400 msnm (Fig. 6), donde encuentra principalmente a *Quercus*, *Podocarpus*, *Weinmannia* y *Alnus*. No obstante, aunque los resultados aquí obtenidos señalan a *Quercus* y

Podocarpus como taxones ampliamente distribuidos (taxones anemófilos) ya que pueden alcanzar altitudes bajas (1.500 msnm), Grabanot (1980) puntualiza en que su representación en el espectro polínico marca una tendencia altitudinal cuando son hallados en altas concentraciones.

En la cordillera Central, Melief (1984, 1989), adicional a las anteriores especies, también incluyeron a *Ilex* y *Erygium* con distribución limitada hasta los 2.100 msnm. Asimismo, sumado a los taxones antes mencionados, en la Judía también fueron hallados sobre esta cota altitudinal a *Passifloraceae*, y *Phytolacca*. Aunque *Zanthoxylum* y *Blakea*, pueden hallarse en los 1.800 msnm, su alta representación en esta zona puede sugerir su adición a este grupo, al igual que *Casearia* y *Clethra*. Sin embargo, estos últimos deben ser tratados con cautela ya que en los 1.500 msnm se hallaron sus granos (menor representación a la observada por encima de los 2.100 msnm) indicado alta capacidad de dispersión (Grabanot 1980).

Por otra parte, el segundo grupo que marca una tendencia altitudinal es la asociación número 4, conformada por los taxones cuya distribución no supera los 1.800 msnm. Dentro de estos podemos observar a Moraceae (para este trabajo *Ficus* y *Artocarpus*) y los géneros *Croton* y *Bactris*, taxones descritos por varios autores (Behling *et al.* 1997; Melief 1984, 1989; Melief *et al.* 1985) como grupos cuya distribución no supera los bosques premontanos. Asimismo, granos tipo *Cheno-Amara*, *Justicia* y *Centropogon* también son adiciones a esta asociación, ya que sus granos poseen una alta representación hacia los 1.800 msnm y no fueron hallados en alturas superiores. Resultados similares fueron observados por Grabanot (1980) en la cordillera Oriental, donde encuentra que *Alchornea*, *Acalypha* e *Hieronyma* hacen parte de del bosque subandino bajo entre los 1.200 a 1.800 msnm, dentro de las cuales el cerro la Judía comparte *Alchornea*; es posible que la no ejecución de muestreos en lugares inferiores a los 1.500 msnm sea la causa de no hallar *Acalypha*, *Hieronyma*, *Cecropia*, entre otras, ya que Grabandt (1985) describe este grupo de especies desde los 1.200 msnm.

Por otra parte, las familias Poaceae, Melastomataceae, Rubiaceae, Asteraceae y Solanaceae, además del genero *Hedyosmum*, se observan en el presente trabajo como taxones cuya distribución abarca todo el rango altitudinal analizado en la Judía, lo cual es consecuente con varios autores quienes han propuesto resultados similares (Grabanot 1980; Melief 1984).

Con base en los resultados observados en el presente estudio y las comparaciones realizadas en otras localidades, es posible sugerir que las asociaciones 1 y 4 observadas en el DCA sumado a las especies halladas en la cordillera Oriental (Grabant 1980) y Central (Melief 1989), marcan una línea divisoria entre el bosque subandino alto del bajo, los cuales pueden ser elementos útiles como grupos clave en el futuro, para la realización reconstrucciones paleoecológicas sobre este rango altitudinal.

Agradecimientos

Agradecemos a Fredy Solano (Universidad de Pamplona) por el acceso al material químico y físico para procesar y montar las placas de polen. Asimismo, a los profesores Roberto Sánchez, Miguel Murcia (Universidad de Pamplona) y a la doctora Sonia Fontana (University of Göttingen) por sus comentarios al manuscrito. También agradecemos al doctor Henry Hooghiemstra (University of Amsterdam) por él envió de bibliografía especializada. Finalmente, a Deisy Carmona (Universidad de Antioquia) y su equipo de trabajo por llevar a cabo el levantamiento de la vegetación.

Referencias

- Albuquerque L, Velázquez A & Neto J (2006) Composición florística de Solanaceae y sus síndromes de polinización y dispersión de semillas en bosques mesófilos neotropicales. *Interciencia: Revista de ciencia y tecnología de América* 31: 807-816.
- Armbruster W (1993) Evolution of plant pollination systems: hypotheses and tests with the neotropical vine *dalechampia*. *Evolution* 47: 1480-1505.
- Behling H, Negrelle R & Colinvaux P (1997) Modern pollen rain data from the tropical Atlantic rain forest, Reserva Volta Velha, South Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 97: 287-299.
- Bogotá R (2002) El polen de la subclase Asteridae en el páramo de Monserrate. Publ co, Manizales. 128p.
- Bogotá R, Lamprea S & Rangel J (1996) Atlas palinológico de la clase Magnoliopsida en el páramo Monserrate. *In: Fundacion-ecosistemas-Andino-ECOAN. El páramo sistema a proteger. CODICE Ltda, Bogotá*. Pp. 131-191.
- Bruning A (2009) Climate variability of the tropical Andes since the late Pleistocene. *Advances in Geosciences* 22: 13-25.
- Bullock S (1994) Wind pollination of neotropical dioecious trees. *Biotropica* 26: 172-179.
- Bush M (1991) Modern pollen-rain data from South and Central America: a test of the feasibility of fine-resolution lowland tropical palynology. *The Holocene* 1: 162-167.
- Bush M (2002) On the interpretation of fossil Poaceae pollen in the lowland humid neotropics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177: 5-17.
- Bush M, Oliveira P, Colinvaux P, Miller M & Moreno J (2004) Amazonian paleoecological histories: one hill, three watersheds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 214: 359-393.
- Bush M, Miller MC, Oliveira P & Colinvaux P (2000) Two histories of environmental change and human disturbance in eastern lowland Amazonia. *The Holocene* 10: 543-553.
- Bush M, Miller MC, Oliveira PED & Colinvaux P (2002) Orbital forcing signal in sediments of two Amazonian lakes. *Journal of Paleolimnology* 27: 341-352.
- Bush M, Moreno E, Oliveira P, Asanza E & Colinvaux P (2001) The influence of biogeographic and ecological heterogeneity on Amazonian pollen spectra. *Journal of tropical ecology* 17: 729-743.
- Carmona-Duque D (2013) Composición y estructura de la vegetación de un bosque subandino en Floridablanca-Santander (Colombia). *In: Departamento de Biología* 49. Universidad de Antioquia, Medellín.
- Colinvaux P, Oliveira P & Bush M (2000) Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* 19: 141-169.
- Cruden R (2000) Pollen grains: why so many? *Plant Systematics and Evolution* 222: 143-165.
- Cuatrecasas J (1958) Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas* 10: 221-268.
- Díaz-Piedrahita S & Obando S (2003) Novedades colombianas en el género *Pentacalia* (Senecioneae, Asteraceae). *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27: 173-180.
- Duerto L, Escalona A & Mann P (2006) Deep structure of the Merida Andes and Sierra de Perija mountain fronts, Maracaibo Basin, Venezuela. *AAPG Bulletin* 90: 505-528.
- Erdtman G (1986) Pollen and plant taxonomy angiosperms. Hafner, New York.
- Fonnegra R (1989) Introducción a la palinología. Departamento de Biología. Universidad de Antioquia, facultad de ciencias Exactas y Naturales, Medellín. 89p.
- Gentry A (1982) Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolution biology* 15: 1-84.
- Gentry A (1993) A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America: (Colombia, Ecuador, Peru): with supplementary notes on herbaceous taxa. *Conservations international, Washinton, DC*. 895p.
- Grabant RAJ (1980) Pollen rain in relation to arboreal vegetation in the Colombian cordillera oriental.

- Review of Palaeobotany and Palynology 29: 65-82.
- Grimm EC (1987) CONISS: a Fortran 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of the incremental sum squares. *In: Computers and Geosciences* 13: 13-35.
- Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Haselhorst DS, Moreno JE & Punyasena SW (2013) Variability within the 10-year pollen rain of a seasonal neotropical forest and its implications for paleoenvironmental and phenological research. *PLoS ONE* 8: e53485.
- Herrera LF & Urrego LE (1996) Atlas de polen de plantas útiles y cultivadas de la Amazonia colombiana (Pollen atlas of useful and cultivated plants in the Colombian Amazon region). *Estudios en la Amazonia Colombiana*, XI: 462 pp. Tropenbos-Colombia, Bogotá. Also published in *The Quaternary of Colombia*. Vol. 24. Ed. H. Hooghiemstra, Amsterdam. 462p.
- Hooghiemstra H (1984) Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia: a continuous record of the last 3,5 million years. *The Quaternary of Colombia*. Vol. 79. J. Cramer, Vaduz. 368p.
- Lewis W (1986) Airborne Pollen of the Neotropics. *Grana* 25: 75-83.
- Markgraf V (1980) Pollen dispersal in a mountain area. *Grana* 19: 127-146.
- Maruyama PK, Amorim FW & Oliveira PE (2010) Night and day service: Distyly and mixed pollination system in *Faramea cyanea* (Rubiaceae). *Flora - morphology, distribution, functional ecology of plants* 205: 818-824.
- Melief A (1984) Comparison of vegetation and pollen rain on the Buritaca - La Cumbre transect. *In: van der Hammen T & Ruiz PM (eds.) La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). Transecto Buritaca - La Cumbre*. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttga. Pp. 547-560.
- Melief A (1989) Relation of pollen rain and vegetation in the Parque los Nevados transect. *In: van der Hammen T, Piedrahita-D S & Alvarez V (eds.) La Cordillera Central Colombiana Transecto Parque de los Nevados (Segunda Parte)*. J. Cramer (Borntraeger), Berlín- Stuttga. Pp. 518-535.
- Melief A, Cleef A & Schulte Fishedick CM (1985) A Comparison of the pollen rain and the vegetation cover along a transect in the Sumapaz area. *In: Melief A (ed.) Late quaternary paleoecology of the Parque Nacional Natural loa Nevados (Cordillera Central) and Sumapaz (Cordillera Oriental) areas, Colombia*. University of Amsterdam, Amsterdam. 162p.
- Mendoza H & Ramírez B (2006) Guía ilustrada de géneros Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Univerisad del Cauca, Bogotá. 288p.
- Mendoza H, Ramírez B & Jiménez LC (2004) Rubiaceae de Colombia. Guía ilustrada de géneros. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. 351p.
- Mercado-Gómez J (2007) Polen de la clase Magnoliopsida para el Volcán-Pamplona (Norte de Santander - Colombia). *In: Departamento de biología*, 145. Universidad de Pamplona, Pamplona. 143p.
- Mercado-Gómez J, Jiménez-Bulla L & Sánchez-Montaño L (2011) Polen de las Magnoliopsida en el Volcán -Pamplona (Colombia) I: familias Apiaceae, Asteraceae, Cunoniaceae, Ericaceae, Fabaceae y Gentianaceae. *Caldasia* 33: 619-635.
- Mercado-Gómez J, Solano L & Sánchez-Montaño L (2007) Morfología polínica de especies pertenecientes a 5 géneros de Melastomataceae para Pamplona Colombia. *Bistua* 5: 71-86.
- Molau U (2004) Mountain biodiversity patterns at low and high latitudes. *Ambio* 13: 24-28.
- Moreno C (2001) Métodos para medir la biodiversidad. M. & T. Manuales y Tesis SEA, Zaragoza. 84p.
- Moscol-Olivera M, Duivenvoorden JF & Hooghiemstra H (2009) Pollen rain and pollen representation across a forest-páramo ecotone in northern Ecuador. *Review of Palaeobotany and Palynology* 157: 285-300.
- Niemann H, Brunschön C & Behling H (2010) Vegetation/modern pollen rain relationship along an altitudinal transect between 1.920 and 3.185 m a.s.l. in the Podocarpus National Park region, southeastern Ecuadorian Andes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 159: 69-80.
- Paduano GM, Bush MB, Baker PA, Fritz SC & Seltzer G (2003) A vegetation and the history of Lake Titicaca since the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 3066: 1-21.
- Renner SS & Feil JP (1993) Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany* 80: 1100-1107.
- Rull V (2006) A high mountain pollen - altitude calibration set for palaeoclimatic use in the tropical Andes. *The Holocene* 16: 105-117.
- Rull V, Abbott MB, Polissar PJ, Wolfe AP, Bezada M & Bradley RS (2005) 15,000-yr pollen record of vegetation change in the high altitude tropical Andes at Laguna Verde Alta, Venezuela. *Quaternary Research* 64: 308-317.
- Simpson M (2010) *Plant systematics*. Elsevier Academic Press, Burlington. 603p.
- Stansell ND, Abbott Mb, Polissar PJ, Wolfe AP, Bezada M & Rull V (2005) Late Quaternary deglacial history of the Merida Andes, Venezuela. *Journal Of Quaternary Science* 20: 801-812.
- Taylor CM (1997) Conspectus of the Genus *Palicourea* (Rubiaceae: Psychotriaceae) with the Description of some new species from Ecuador and Colombia.

- Annals of the Missouri Botanical Garden 84: 224-262.
- van der Hammen T (1985) The Plio-Pleistocene climatic record of the tropical Andes. *Journal of the Geological Society* 142: 483-489.
- van der Hammen T & Hooghiemstra H (2003) Interglacial-glacial Fuquene-3 pollen record from Colombia: an Eemian to Holocene climate record. *Global and Planetary Change* 36: 181-199.
- Velasquez CA (2004) Paleocología de alta resolución del Holoceno tardío en el páramo de Frontino, Antioquia. Tesis PhD. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 240p.
- Wille M, Hooghiemstra H, Behling H, van der Borg K & Negret AJ (2001) Environmental change in the Colombian subandean forest belt from 8 pollen records: the last 50 kyr. *Vegetation History and Archaeobotany* 10: 61-77.
- Wille M, Negret A & Hooghiemstra H (2000) Paleoenvironmental history of the Popayán area since 27 000 yr BP at Timbio, Southern Colombia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 109: 45-63.

Area Editor: Dr. Leandro Freitas

Received in January 16, 2018. Accepted in November 27, 2018.



This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.