



**Lluvia polínica en un Bosque Húmedo Premontano de la zona de
amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita-Colombia**

María Daniela Consuegra Barragán

Universidad de Pamplona

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

2021

**Lluvia polínica en un Bosque Húmedo Premontano de la zona de amortiguación del Parque
Natural Regional Sisavita-Colombia**

María Daniela Consuegra Barragán

**Trabajo de grado presentado como requisito parcial para
optar al título de Bióloga**

Director:

Miguel Antonio Murcia Rodríguez

Biólogo MSc. Ecología, Dr. Sci. Ecología

Grupo de investigación en Biología Vegetal

Universidad de Pamplona

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

2021

Dedicatoria

*“A quienes resisten en los sueños colectivos porque entienden que separarse de la especie
obedece a algo superior.”*

¿Cuánto queda de resistencia y cuanto falta de poder?

AGRADECIMIENTOS

A mis profesores Miguel Murcia y Patricia Ochoa por disponer con toda confianza del Laboratorio de Eco-fisiología Vegetal para el desarrollo de este trabajo y por tan valioso acompañamiento durante el estudio de la biología vegetal.

Al entrañable profesor Roberto Sánchez, maestro y amigo por compartir sus inteligentes y nobles precisiones en el ámbito profesional y personal.

A don Ciro Parada y su familia, quienes siempre me hicieron sentir como en casa, y quienes fueron indispensables para este proyecto, siendo, literalmente, guía y bastón.

A mi familia, que son y serán quienes me sigan.

A mis compañeros Diego Parada, Guillermo Sánchez (y los demás) por compartir gratos momentos mediante disertaciones y tertulias de cafetín.

Al bosque, por tan buen trato.

Contenido

	Pág.
1. Introducción	11
1.1. Planteamiento del problema y justificación.....	12
2. Objetivos.....	14
2.1. Objetivo general	14
2.2. Objetivos específicos	14
3. Estado del arte o Antecedentes	15
4. Marco teórico	23
4.1. Palinología.....	23
4.1.1. Palinotaxonomía.....	23
4.2. Lluvia polínica.....	24
4.2.1. Productividad	24
4.2.2. Dispersión.....	25
4.3. Implicaciones de la lluvia polínica	26
4.4. Relación lluvia de polen-vegetación.....	27
5. Metodología	28
5.1. Marco geográfico.....	28
5.2. Levantamiento de la vegetación	29
5.3. Obtención de material polínico.....	30
5.3.1. Procesamiento de las muestras polínicas	31
5.3.2. Montaje de placas semipermanentes	32
5.3.3. Conteo y micrografías del material polínico	32
5.4. Identificación del material polínico.....	33

6.	Procesamiento de los datos	33
6.1.	Productividad.....	34
6.2.	Asociación y dispersión (MBV)	35
6.2.1.	Efecto del polen foráneo (MBV).....	36
6.3.	Elaboración de diagrama de polen.....	37
6.4.	Análisis de correspondencia	37
7.	Resultados	37
7.1.	Levantamiento vegetal.....	38
7.2.	Conteo polínico.....	40
7.3.	Diagrama de polen	43
7.4.	Índice R de productividad	45
7.5.	Índice de correlación	47
7.6.	Índice de Asociación, Representatividad y Dispersión.....	49
7.7.	Efecto del polen foráneo	51
7.8.	Análisis de Correspondencia Simple (ACS).....	53
8.	Discusión.....	58
8.1.	Relación Polen-Vegetación: índices de representatividad, R y A	58
8.2.	Dispersión de polen y esporas alóctonas (MBV).....	70
8.3.	La estructura vegetal en el espectro polínico.....	73
9.	Conclusiones	75
8.	Bibliografía	76
9.	Anexos	95

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1. Localización del área de estudio.....	29
Figura 2. Muestreo de la vegetación y obtención de muestras polínicas.	30
Figura 3. Los colectores tipo Oldfield (Bush, 1998) consisten en un cabezal reemplazable que contiene un círculo de papel filtro de fibra de vidrio-borosilicato de 55 mm de diámetro que, intercepta partículas de tamaños menores a 1,5 μ m por sedimentación.	31
Figura 4. Distribución logarítmica de la abundancia de la vegetación del bh-PM por familias: A) Poaceae; B) Asteraceae; C) Bromeliaceae; D) Rubiaceae; E) Cucurbitaceae; F) Araceae; G) Menispermaceae; H) Araliaceae; I) Piperaceae; J) Fabaceae; K) Chloranthaceae; L) Siparunaceae; M) Dioscoreaceae; N) Rosaceae; Ñ) Verbenaceae; O) Gesneriaceae; P) Melastomataceae; Q) Myrtaceae; R) Hypericaceae; S) Clusiaceae; T) Moraceae; U) Anacardiaceae; V) Meliaceae; W) Polygalaceae; X) Malvaceae; Y) Ericaceae; Z) Lauraceae; AA) Zingiberaceae; AB) Orchidaceae; y, AC) Santalaceae.	38
Figura 5. Índices de Valor de Importancia de la vegetación de bh-PM de acuerdo con los tipos fisionómicos dominantes. A) Biotipo árbol; B). Biotipo hierba; C) Biotipo arbusto; D) Biotipo liana.	39
Figura 6. Curva de diversidad del conteo de palinomorfos.....	40
Figura 7. Diagrama de polen para los taxones con frecuencia >1%. A) polen arbóreo; a) polen arbustivo; h) polen herbáceo; L) polen de liana.	43
Figura 8. Valores porcentuales de la vegetación (%Vx) y la frecuencia polínica (%P) según Grabandt (1985) y Davis (1963).....	45

Figura 9. Índice de productividad polínica de los taxones representados en la vegetación del bh-PM (lluvia polínica autóctona)..... 47

Figura 10. Mapa de posicionamiento (biplot) de filas y columnas de las categorías Biotipo Vegetal y Taxón. Representación de los productos escalares. 58

Lista de Tablas

	Pág.
<i>Tabla 1. Elementos foráneos en la lluvia polínica analizada en el bh-PM.....</i>	41
<i>Tabla 2. Polen autóctono del bh-PM correspondiente a la composición florística y su biotipo vegetal.....</i>	42
<i>Tabla 3. Coeficientes de correlación (Polen-Vegetación) de los taxones autóctonos asociados a la lluvia polínica del bh-PM.</i>	48
<i>Tabla 4. Relación entre las variables P-V, de acuerdo con su registro simultáneo y sus valores de asociación y dispersión.....</i>	50
<i>Tabla 5. Índice de dispersión de los tipos polínicos -no asociados- a la vegetación del bh-PM.</i>	52
<i>Tabla 6. Contribuciones a la inercia total de cada dimensión.....</i>	54
<i>Tabla 7. Contribuciones totales y relativas de los perfiles fila.....</i>	55
<i>Tabla 8. Contribuciones totales y relativas de los perfiles columna.....</i>	56

RESUMEN

Se relacionó la lluvia polínica con la vegetación de una comunidad de Bosque Húmedo Premontano (bh-PM), durante dos temporadas de precipitación contrastantes, en la zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita (cuenca del río Zulia-Colombia) en 2020. Se realizó el levantamiento florístico a partir de la delimitación de 5 parcelas de 100m² de las cuales, se recolectó el material polínico mediante trampas Oldfield (Bush, 1992). Las muestras fueron acetolizadas para posibilitar el montaje, conteo, toma de micrografías y la identificación palinotaxonómica. Se calculó el índice de Valor de Importancia de la vegetación (IVI) expresado como %V, y las frecuencias polínicas (%P) para la estimación del Índice R de productividad polínica; los Índices de Asociación polen-vegetación; y los valores de dispersión (MBV). Las variaciones en la contribución de polen arbóreo, herbáceo, arbustivo y lianoide fueron graficadas en un diagrama de polen con %P>1% agrupadas según la procedencia autóctona y alóctona en donde la mayor afluencia polínica ocurrió durante el período lluvioso. Los resultados de la relación entre productividad polínica y vegetación mostraron comportamientos inversos, y, la asociación palinoflorística permitió diferenciar una señal polínica local y una señal extralocal. Se concluye que, el espectro polínico ostenta algún grado de asociación con la vegetación en la que se distinguen asociaciones fuertes o perfectas $A=1$ (10%); asociaciones moderadas $A=0.5$ (16.7%); y asociaciones débiles $A<0.5$ (43.3%). El aporte polínico de los taxones es dependiente de los Biotipos Vegetales siendo el estrato herbáceo el que más contribuye a la composición de la lluvia polínica local en términos de abundancia. Finalmente, la simultaneidad de los registros palinoflorísticos determina la relación polen-vegetación como producto de asociaciones intraespecíficas de la comunidad de bh-PM.

1. Introducción

La lluvia polínica es un evento subyacente de los procesos relacionados con la productividad y el transporte de polen de una o más comunidades vegetales en donde las proporciones pueden variar en relación con la vegetación y sus características ecofisiológicas en donde intervienen factores intrínsecos y extrínsecos como la producción polínica de las poblaciones vegetales, la abundancia y la riqueza de los componentes vegetales; y factores físicos como corrientes de aire, temperatura, períodos de precipitación y sequía e incluso el tamaño, estructura y peso de cada tipo polínico (Lozano et al., 2014).

En Colombia, los reportes sobre aspectos de lluvia polínica y su relación con la vegetación han contribuido a establecer marcos bioestratigráficos y han marcado las pautas para la interpretación de los registros del Cuaternario a partir de la reconstrucción de historias naturales que implican de forma indirecta el estudio del clima, la agroecología, la geología, entre otros ámbitos de importancia paleoecológica (Piraquive, 2016). Además, las contribuciones del estudio de lluvia polínica han abordado temáticas relacionadas con escalas temporales actuales que contemplan procesos de producción, emisión, dispersión y sedimentación polínica en diversos ambientes definidos por gradientes altitudinales característicos de las unidades paisajísticas de cordilleras hasta zonas de tierras bajas (Torres, 2017).

Particularmente, los andes colombianos exhibe diversidad de ecosistemas cuya transformación es inminente como consecuencia de las actividades económicas que representa para el país en donde además se asienta cerca del 77% de la población (Ortiz, 2012).

Por su parte, la vertiente oriental de la Cordillera Oriental alberga bosques con gran riqueza de recursos biológicos y biodiversidad; entre los que destacan los bosques húmedos premontanos

(bh-PM) cuya ocupación en el territorio nacional es del 3.1%, aproximadamente (Armenteras et al., 2003).

Adicionalmente, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH, 2004) señala que, los agroecosistemas más extendidos en esta zona de vida son los pastizales introducidos asociados a mosaicos de vegetación secundaria y cultivos de café, principalmente. Estas características distinguen a la zona de amortiguación del parque nacional regional (PNR) Sisavita, como una zona de cultivos misceláneos de importancia económica como el café, aunque su rasgo más relevante es su conformación como una zona de recarga y regulación hídrica (Rodríguez, 2018). Lo anterior se presenta como una particularidad de los ecosistemas de Bosque Húmedo cuyos aspectos estructurales y funcionales son aún poco conocidos, más aún la palinoflorística de dichos ecosistemas; por lo cual, este trabajo constituye un referente regional para la aproximación al conocimiento de los procesos implicados en el registro de la señal polínica.

Por tales razones, los tópicos aquí tratados se justifican en virtud de relacionar la lluvia de polen con la vegetación de una comunidad de bosque húmedo premontano, en dos temporadas de precipitación contrastantes, para lo cual se plantea determinar la productividad y dispersión polínica de los taxones alóctonos y autóctonos a la vez que, dichos tipos polínicos se agrupan de acuerdo con los Biotipos vegetales predominantes de la estructura vertical de una comunidad de Bosque Húmedo Premontano.

1.1. Planteamiento y justificación del problema.

La lluvia polínica se compone de conjuntos de polen provenientes de comunidades vegetales en proporciones similares o diferentes a la composición florística, como respuesta a la dispersión, depositación y transporte. El principal supuesto en estudios de lluvia polínica es que la

cantidad de polen, en un área de sedimentación, está en función de la vegetación de la misma zona; sin embargo, la relación polen-vegetación podría no ser tan directa (Tejero et al., 1988; Jackson & Williams, 2004; Chang & Domínguez, 2013 y Collao et al., 2015).

Algunos investigadores han realizado importantes aportes al conocimiento de las relaciones polen-vegetación y sus aspectos descriptivos en los andes colombianos, comenzando desde Grabandt (1980), Hooghiemstra (1989; 1993), van der Hammen (1993; 1994), Helmens & van der Hammen (1994); hasta los recientes estudios realizados por Rangel Ch. (2005); Velásquez-R. (2013), Castañeda (2013), Arboleda (2018); Giraldo et al. (2018); Rueda & Velásquez (2018), Acevedo et al. (2020) y Solano & Mercado (2020). Sin embargo, el estado del conocimiento sobre aspectos de productividad, dispersión y transporte de polen (lluvia polínica) en el orobioma de bosque húmedo premontano son insuficientes, y la información disponible acerca de los aspectos florísticos de los ecosistemas de bosque húmedo es inédita (UAESPNN & CORPONOR, 2005). Por consiguiente, el presente trabajo se justifica en virtud de analizar las relaciones de producción y dispersión de polen, así como la procedencia de los tipos polínicos (alóctono y autóctono) que componen a la lluvia polínica en un bosque húmedo premontano, de la zona de amortiguación del Parque Natural Regional (PNR) Sisavita durante una temporada seca y una temporada de lluvias, por lo cual se plantea la siguiente pregunta:

¿Cuál es el tipo de relación entre los atributos del espectro polínico y la estructura de la vegetación en una comunidad sucesional de Bosque Húmedo Premontano de la zona de amortiguación del PNR Sisavita, en dos temporadas de precipitación contrastantes?

Ho: Los elementos que componen la lluvia polínica no exhiben ningún grado de asociación con la estructura y la composición florística de una comunidad vegetal sucesional del bioma de bosque húmedo premontano en la zona de amortiguación del PNR Sisavita.

Como consecuencia, se hace necesario conocer, entender y explicar la productividad y la dispersión de polen, y su relación con una comunidad de bosque húmedo premontano en una zona de regeneración natural denominada zona de amortiguación en la cuenca baja del río Zulia, Norte de Santander. Esta información preliminar podría ser articulada con otras aplicaciones del análisis palinológico en la zona de estudio, por ejemplo, con la restauración ecológica y la modelación de las dinámicas vegetales.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Relacionar la lluvia de polen con la vegetación de una comunidad sucesional de bosque húmedo premontano, en dos temporadas de precipitación contrastantes, en la zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita, cuenca del río Zulia-Colombia.

2.2. Objetivos específicos

- Determinar la productividad y la dispersión polínica de los taxones alóctonos y autóctonos constituyentes de la lluvia polínica del bosque húmedo premontano en la zona de amortiguación del PNR Sisavita.
- Agrupar los tipos polínicos de acuerdo con los biotipos vegetales de una comunidad sucesional de bosque húmedo premontano en la zona de amortiguación del PNR Sisavita.

3. Estado del arte o Antecedentes

El polen es una representación microscópica del paisaje vegetal (Carrión & Díez, 2004), por lo tanto, el análisis de la lluvia polínica constituye un método para la reconstrucción de pautas en dinámicas vegetales (Ritchie, 1995). Por impredecible que parezca, los cambios en la vegetación podrían proporcionar información para prever una respuesta ante los nuevos escenarios climáticos. En este sentido, las dinámicas vegetales, y, por ende, las dinámicas del clima son estimadas a partir de estudios del polen y su señal ecológica (Islebe, 1999). De manera que, tal análisis supone un amplio alcance de respuesta en disciplinas como la ecología, la paleoecología, la botánica, la geología, la biogeografía, entre otras. Desde el punto de vista micropaleontológico, las aplicaciones bioestratigráficas y paleoecológicas han sido las más interesantes, debido a que permiten una interpretación de alta resolución. Sin embargo, los estudios de lluvia polínica no solo son aplicables en grandes secuencias de tiempo, sino que puede emplearse para entender o intentar aproximarse a las dinámicas vegetales en escenarios actuales (Canudo, 2002).

Los análisis exploratorios de lluvia polínica, en países europeos, son numerosos en ámbitos como la ecología, la arqueología, la geología, la edafología y la climatología; y originalmente ayudaron a entender los patrones de distribución de formaciones vegetales puesto que, se dificultaba explicarlo desde una perspectiva climática estática (Walter, 1981). En consecuencia, el análisis del polen fósil permitió reconocer que tales formaciones son remanentes de tiempos glaciales (Islebe, 1999).

Con relación a la reconstrucción de ambientes pasados, Mancini (1993) determinó que, junto con la zonificación de la vegetación se producen cambios en la composición de la lluvia de polen, siendo posible el registro de valores de precipitación en la reconstrucción de ambientes, mientras que, Páez et al. (1994) realizaron un modelo de la dispersión polínica actual en relación

con la vegetación, evidenciando que la estructura vertical refleja una segregación de los tipos de polen arbóreo, arbustivo y herbáceo de acuerdo con el régimen de precipitación anual.

Latorre (1999) ofrece una evaluación de los aspectos aerobiológicos de la lluvia polínica, desde su producción en la vegetación hasta su registro en la atmósfera, además de los factores físicos y biológicos que interactúan registrados en la cuantificación de la vegetación, de su floración, de los tipos polínicos emitidos a la atmósfera y de las condiciones de ésta antes, durante y después de la floración.

Franklin & Tolonen (2000) elaboraron modelos temporalmente explícitos de incendios en bosques de Finlandia, a partir de la lluvia polínica acumulada en sedimentos, encontrando asociaciones temporales como evidencia de comportamiento caótico apoyado por teorías de la dinámica del sistema: una dinámica a largo plazo y sin equilibrio; estructuración jerárquica de asociaciones temporalmente estacionarias; y, dinámica caótica en asociaciones estacionarias (teorías determinadas por la escala temporal).

En otro aspecto, Bush et al. (2001) evaluaron la influencia de la diversidad gamma y beta en la lluvia polínica moderna de tres bosques amazónicos. Encontraron que, la diversidad γ produce una señal más fuerte en la lluvia de polen que la diversidad β . Sin embargo, la diversidad β se refleja con precisión en la lluvia de polen si, y solo si, la diversidad es una expresión de fuertes gradientes ambientales.

Posteriormente, Markgraf et al. (2002) presentaron una calibración moderna de polen-clima en el Cono Sur (desde los andes medios de Chile hasta la estepa argentina), e identificaron parámetros climáticos que se relacionan con la distribución actual del polen, consistente en las precipitaciones y temperaturas de estaciones contrastantes (verano e invierno), de modo que las

temperaturas y las precipitaciones de verano e invierno guardaron una relación inversa con las precipitaciones de verano.

De manera indirecta, Weng et al. (2004) proporcionaron una estimación de la sensibilidad del análisis de polen en el Neotrópico como un proxy para medir la elevación, y, por inferencia, la temperatura en bosques de tierras bajas (240 msnm) y en bosques andinos (340-3530 msnm). Evidenciaron una correlación precisa entre la composición de la comunidad y la elevación representados por los tipos polínicos característicos de cada zonación altitudinal.

Rull (2006) analizó la relación numérica entre los conjuntos de polen modernos y la altitud en ambientes de alta montaña del norte de los Andes. En general, la altitud fue el principal factor de control para la composición de los conjuntos palinológicos. Individualmente, alrededor del 35% de los 82 taxones de polen mostraron una respuesta significativa a la altitud a través de funciones monotónicas o unimodales. Se concluyó que, el conjunto de entrenamiento de 50 muestras, entre 2300 y 4600 msnm, resulta útil para reconstruir las principales tendencias paleoclimáticas del Pleistoceno y del Holoceno.

Osorio & Quiroz (2009) demostraron que, la lluvia de polen no es homogénea en su composición, además, tal segregación obedece a la variedad de formaciones vegetales: bosques de encinos, remanentes de bosque tropical caducifolio y vegetación secundaria. Adicionalmente, los estudios neotropicales acerca de lluvia polínica actual se han basado, principalmente, en la dispersión mediada por gradientes ambientales. Sin embargo, la obtención y comparación de datos del clima ha sido un área relativamente desarrollada.

Shang et al. (2009) encontraron correlaciones significativas entre conjuntos de polen y tipos de vegetación en escala regional. Tales correlaciones se presentan como un método adecuado para reconstruir la historia de la vegetación y el clima basados en los componentes físicos.

García (2010) analizó la información aportada durante los últimos 135.000 años por el registro paleoambiental y los principales factores que lo controlan, y particularmente los cambios, afirmando que los métodos de múltiples intermediarios (polen, esporas/diatomeas) no solo identifican tendencias paleoambientales, sino que también permiten identificar capas anuales, y por lo tanto, fechar sedimentos, aunque no sea posible examinar los patrones de producción y dispersión de polen en resolución estacional.

Chang & Vázquez (2013) analizaron la distribución del polen en un gradiente altitudinal identificando dos tipos de vegetación: bosque templado y selva baja caducifolia. Además, una zona de transición y algún grado de disturbio. Mientras que Sofiev et al. (2013) describieron un modelo de emisión y dispersión de polen atmosférico basado en la suma de temperaturas de doble umbral que, describe la floración como una variable biótica a analizar en la lluvia polínica, estableciendo relaciones para cada tipo de respuesta en donde la mayor humedad y la lluvia suprimen la liberación de polen; mientras que, el viento más fuerte promueve su liberación modulado por la temperatura, la humedad ambiental, las precipitaciones y la velocidad del viento.

En los andes tropicales, los estudios de lluvia polínica se han basado principalmente en el análisis de espectros polínicos recientes a partir de muestras de suelo superficial, por ejemplo, Jantz et al. (2013) compararon la eficiencia de tres tipos de trampas (Trampa Oldfield, Trampa Behling y Trampa de Referencia) en la captura de los espectros de lluvia polínica, los cuales fueron comparados con muestras de superficie de suelo en zonas andinas, y, comprobaron que la composición, la representatividad y la diversidad de tipos polínicos es distinguible para cada tipo de vegetación en un gradiente altitudinal (bosque premontano-páramo); además, las muestras de suelo presentaron un sesgo hacia la sobrerrepresentación de taxones de polen y esporas con una

exina gruesa; mientras que, los taxones con granos de polen frágiles estaban representados en menor medida en las trampas.

En cuanto a las relaciones numéricas de polen, Escarraga et al. (2014) señalan que los métodos de ordenación permiten identificar relaciones marcadas entre datos de lluvia polínica y vegetación, las cuales están influenciadas, principalmente, por la depositación y la dispersión, determinantes en la abundancia de taxones en la lluvia polínica.

Por otro lado, León et al. (2019) reconocieron señales polínicas que identificaron en distintas escalas espaciales. La señal extralocal se caracterizó por elementos templados del bosque mesófilo. La señal local destacó en riqueza; mientras que, la comparación de los conjuntos palinológicos con la estructura de la selva baja caducifolia indicó que, *Acaciella sp.*, Asteraceae, *Bursera aptera*, *B. morelensis*, *Ceiba aesculifolia*, *C. parvifolia* y *Mimosa sp.*, corresponden a tipos polínicos de este tipo de vegetación.

En Colombia, las investigaciones pioneras realizadas por Grabandt, Hooghiemstra, Van der Hammen y Helmens también se basaron relaciones vegetación-polen en alta resolución. Grabandt (1980) estudió el polen depositado sobre musgos en la cordillera oriental colombiana, entre los 300 y 4000 msnm, al interpretar los registros de polen estableció que independientemente de la abundancia de un taxón, su sola presencia en el registro polínico puede indicar el crecimiento de la planta en el sitio.

Hooghiemstra (1989) proporcionó un registro de cambios en los cinturones de vegetación andina, así como largos rangos de fluctuaciones climáticas durante los últimos 3.5 millones de años. Adicionalmente, aportó un registro a la historia de la vegetación del Cuaternario tardío y la paleoecología del cinturón de bosques subandinos en la cordillera oriental colombiana (Hooghiemstra & van der Hammen, 1993).

Helmens & Van der Hammen (1994) contribuyeron a la determinación de los principales factores incidentes en la evolución del paisaje, la sedimentación y el desarrollo de la vegetación. Proporcionaron una imagen única de la historia geológica del Plioceno-Cuaternario en una región montañosa tropical. Posteriormente, Rangel Ch. (2005) ofreció los resultados de exploraciones en el páramo del Tatamá, mostrando que, la sedimentación del polen es diferencial entre las superficies provistas de cubierta vegetal y las zonas que carecen de tal protección, como los ambientes lacustres. Además, evidenció que, el polen registrado en un lugar pudo ser transportado desde largas distancias (subandino) y cortas distancias (franja altoandina).

A cerca de la distribución de polen en sedimentos superficiales; Urrego, Bernal, & Polanía (2009) compararon los patrones de sedimentación de un manglar del Caribe colombiano mediante geomorfología y vegetación. Los espectros de polen agruparon la composición y la estructura florística de los manglares en tres unidades geomórficas principales.

De manera similar, García-M et al. (2011) estudiaron la flora palinológica de la vegetación acuática de pantano, y de la llanura aluvial de los humedales del caribe colombiano, lo cual permitió una determinación más detallada (género y especie) de los palinomorfos, mejorando la reconstrucción del ambiente y de los tipos de vegetación.

Por otra parte, Velásquez-R. & Hooghiemstra (2013) aportaron estudios de alta resolución para la cordillera occidental colombiana que, involucran la dinámica de bosques y el cambio climático. Además, establecieron asociaciones sin análogos, reconstruyendo biomas perdidos temporalmente en zonas de páramo (aprox. 125 años). Concluyeron que, durante la mayor parte del Holoceno, el límite superior del bosque varió entre 3500 y 3700 m de elevación, lo que indica temperaturas más cálidas que las actuales. Sugirieron que los nuevos registros deben analizarse con una resolución superior a un siglo.

Mediante un acercamiento multiproxy y estudios simultáneos sobre sedimentación polínica, palinotaxonomía y vegetación, Castañeda (2013) ofreció una reconstrucción del clima en un ambiente sedimentario para los últimos 11.000 años al norte de la cordillera central colombiana, señalando que, las formaciones de bosque andino dominado por *Morella sp.*, *Podocarpus sp.* y *Quercus sp.* dieron paso a la vegetación paramuna mezclada con parches de bosque que crecieron alrededor de la laguna en el Holoceno Temprano. Adicionalmente, identificó tres períodos de precipitaciones en el Holoceno Temprano, H. Medio y H. Tardío que obedecen a regímenes cálido y seco, húmedo y variable.

Con el mismo propósito de reconstruir la vegetación, el clima y el ambiente sedimentario del noreste de Colombia, para los últimos 13000 años en el páramo de Berlín; Arboleda (2018) realizó una comparación con otros registros de alta resolución concluyendo que, todo el norte de Colombia es homogéneo con respecto a la respuesta del clima en las distintas edades del Holoceno y la transición Tardiglacial-Holoceno (pero asincrónico con respecto a la Cuenca de Cariaco) debido a la zona de convergencia intertropical.

Continuando con la reconstrucción paleoambiental del Holoceno tardío en humedales de la cordillera central, Giraldo et al. (2018) analizaron el registro de polen y esporas extendido durante los últimos 1930 años (aprox.), el cual sugiere que los períodos actualmente cálidos; fueron secos y los períodos actualmente fríos, fueron húmedos. Además, identificaron eventos volcánicos de magnitud variable con un aparente efecto mínimo en la vegetación.

Otros aspectos de la dinámica del clima y la vegetación fueron estudiados, al norte de la Cordillera Oriental, en el complejo Santurbán por Rueda & Velásquez (2018). Tal investigación otorgó soporte a una asimetría en la paleoprecipitación del norte de los Andes colombianos con respecto a otros sitios (Llanos Orientales, la Cordillera de Mérida y tierras bajas de Venezuela).

La respuesta del bosque andino a los cambios en la humedad indicó que, en páramos secos, la precipitación podría funcionar como un factor limitante que influye de manera considerable el desplazamiento de los cinturones de la vegetación de alta montaña.

En otro sentido, Rubinstein et al. (2019) analizaron palinomorfos de la Cuenca de los llanos y su importancia bioestratigráfica y paleogeográfica, constituyéndose como el inicio para establecer un marco bioestratigráfico para el Ordovícico de Colombia.

Acevedo et al. (2020) estudiaron la dinámica del clima y la vegetación de los últimos 6700 años en el sector Mistrató (cordillera Occidental) concluyendo que, en los últimos 150 años (antes del presente) el paisaje se ha modificado y, ha pasado de ser un bosque muy húmedo a un bosque húmedo, en tanto la vegetación abierta incrementa debido a la intervención antrópica.

Además de los aportes realizados por Grabandt (1980); Hooghiemstra (1989); Hooghiemstra & van der Hammen (1993) y Rueda & Velásquez (2018), para la cordillera oriental colombiana; Solano & Mercado (2020) realizaron un análisis de la lluvia de polen en un fragmento de bosque subandino al norte de la cordillera oriental colombiana, donde se marcaron tres agrupaciones, generando una posible línea divisoria entre el bosque subandino bajo y la zona alta del mismo, dichos resultados se constituyen como un referente para próximos estudios en la región nororiental colombiana.

4. Marco teórico

4.1. Palinología

El grano de polen es un elemento microscópico reproductivo (masculino) que caracteriza a una parte del ciclo vital de las plantas embriofitas (Canudo, 2002), y mantiene su continuidad genética (Fonnegra, 2005). Sin embargo, la palinología abarca el estudio de todos los aspectos estructurales y ornamentales del polen, los cuales incluyen, por ejemplo; simetría, forma, tamaño, número de aperturas y ubicación, así como ornamentación, y, también su dispersión y aplicaciones (Halbritter et al., 2018). En general, la exina (pared del polen, esporodermis) se constituye principalmente por Esporopolenina, biopolímeros resistentes a la acetólisis y la descomposición (Hesse et al., 2009). Dicha característica permite utilizar el material polínico como marcador natural en las más distintas áreas de la palinología (Silva et al., 2012).

4.1.1. Palinotaxonomía

Estudio de los caracteres morfológicos del polen que, permite establecer el parentesco o afinidad biológica de los diversos grupos taxonómicos (Erdtman, 1952; Moore & Webb, 1978; Hesse et al., 2009). A su vez, la morfología polínica es un carácter taxonómico para muchos grupos de plantas, por lo tanto, es relevante en los sistemas modernos de clasificación (APG IV) donde su uso alcanza destacada importancia en la identificación de relaciones filogenéticas (Sosa & Salgado, 2016).

4.2. Lluvia polínica

La lluvia de polen se refiere a la acumulación de palinomorfos o agregados de granos de polen y esporas en una región en particular (Tejero et al., 1988; Jackson & Williams, 2004), de modo que, la lluvia polínica está constituida por todos los granos de polen producidos y dispersados por las especies vegetales de una comunidad (autóctonos) en proporciones que pueden ser similares o diferentes a la composición florística de la vegetación emisora, así como polen acarreado de lugares aledaños (alóctonos) variando la relación (polen-vegetación) en espacio y tiempo (Chang & Domínguez, 2013 y Tejero et al., 1988).

Los estudios de lluvia polínica se basan en analizar los resultados de procesos de producción, emisión, dispersión y sedimentación del polen, considerando elementos alóctonos y autóctonos, síndromes de polinización y capacidad de dispersión (Torres, 2017). Estos aspectos reflejan la composición y estructura florística de un área determinada en cuanto se identifiquen las señales polínicas locales, extralocales y regionales. Por lo tanto, la composición de la lluvia polínica funciona como intermediario o indicador de la vegetación actual y pasada, puesto que, los procesos y elementos anteriormente mencionados determinan la representación del polen en las secuencias del Cuaternario (Haselhorst et al. 2013).

4.2.1. Productividad

La productividad polínica depende, en definitiva, de tres factores: cantidad de polen por flor, cantidad de flores por unidad de superficie a lo largo de un periodo completo de floración, e importancia de la especie en el conjunto de la vegetación de la zona estudiada (Ormeño & Barrera, 2015). Mientras que, los dos primeros caracteres son propios de cada especie, el tercero es muy variable en función de la cobertura y dominancia que la especie presenta en la formación vegetal

estudiada, por lo que es el factor responsable de la importancia real de cada especie en productividad polínica total (Hidalgo et al., 1996).

La sobrerrepresentación taxonómica de los granos de polen puede deberse a la producción, también expresada como abundancia en la lluvia de polen. Sin embargo, la sobrerrepresentación o predominancia de ciertos palinomorfos puede deberse también a la abundancia de ciertos taxones en la vegetación (Solano & Mercado, 2020).

4.2.2. Dispersión

La dispersión es uno de los factores ecológicos más importantes considerados en la lluvia polínica; según Osorio & Quiroz (2009) las plantas con dispersión anemófila producen grandes cantidades de granos de polen, por lo que llegan a estar mejor representados en las asociaciones palinológicas que el polen de las plantas con dispersión zoófila (Hidalgo et al., 2003; Muñoz & Arroyo, 2006; y Fernández et al., 2019). Además, existen otras variables intrínsecas y extrínsecas al polen que pueden modificar las frecuencias de cada taxón, como son: la resistencia de la exina a la degradación; las características aerodinámicas de los granos; el medio de deposición; el tamaño y las características particulares del sitio de muestreo que incluyen aspectos climáticos y ecológicos relacionados especialmente con las características propias de la vegetación, específicamente, sus estrategias reproductivas (Islebe et al., 2001; y Escarraga et al., 2014)).

Driessen & Derksen (1989); Zerboni et al., (1991) y Latorre & Bianchi, (1997) afirman que en especies anemófilas existe una relación cuantitativa entre el número de granos de polen y el número de plantas emisoras, presentándose generalmente, una buena correlación entre los datos palinológicos y los fitogeográficos. Aun así, es posible encontrar casos de discordancia, por ejemplo; la presencia de plantas en los alrededores a la zona de estudio pero que están ausentes en el espectro polínico (Zerboni et al., 1986; Latorre & Bianchi, 1997). Además, Dalmaú (1961);

Faegri y Van der Pijl, (1979) exponen que estas plantas presentan polinización biótica (zoofilia, generalmente entomofilia), y, la mayoría de sus granos de polen son grandes y pesados; además, sus superficies presentan esculturas toscas: escabrosas, reticuladas o equinadas; son pegajosos, húmedos y en ocasiones son descargados en forma de agregados. Todos estos rasgos dificultan su difusión y transporte en las masas de aire. Además de estas características morfológicas, el hecho de que produzcan menos polen comparadas con las plantas de polinización anemófila hace que sólo eventualmente se registren. De manera que, los taxones más abundantes en el espectro polínico pueden ser la respuesta al tipo de estrategia reproductiva y no al número de plantas en el sitio (Latorre, 1999).

4.3. Implicaciones de la lluvia polínica

A pesar de que son diversas las variables que intervienen en los procesos de producción-emisión, dispersión y sedimentación (lluvia polínica), no queda duda de que es posible establecer relaciones cuantitativas entre la lluvia de polen y la vegetación de un área determinada; adicionalmente, la alta capacidad de preservación del polen permite analizar diferentes escalas espaciales y estacionales (Kuentz et al., 2007).

En consecuencia, la lluvia polínica se establece como una herramienta para conocer la representatividad de la composición florística de un tipo de vegetación dentro del espectro polínico, y, por lo tanto, es una consecuencia de la producción-emisión, transporte y sedimentación de polen-esporas (Collao et al., 2015). Desde luego, ya se ha mencionado, dicho fenómeno está determinado por las interacciones que los distintos taxones tienen con respecto a los factores ecológicos que intervienen en ellos, variando la relación polen-vegetación (Barboni & Bonnefille, 2001; Burry, 2002; Conserva & Byrne, 2002; Jackson y Williams, 2004; y Domínguez et al.,

2004). Sin embargo, tales relaciones permiten calibrar las señales polínicas que junto a los análogos modernos sientan las bases para la reconstrucción de paleoclimas y paleoecosistemas.

4.4. Relación lluvia de polen-vegetación

Algunas características del polen hacen que sea una buena herramienta para caracterizar la vegetación. Por ejemplo, se encuentra disponible en el suelo, permitiendo considerar distintas escalas espaciales y estacionales (Kuentz et al., 2007). Además, por su alta capacidad de preservación, es aplicable en áreas de investigación como la reconstrucción climática o de cambios en la vegetación del pasado (Trivi de Mandri et al., 2006).

Numerosas investigaciones han relacionado los registros de lluvia polínica con aspectos florísticos actuales, a fin de contar con una herramienta para mejorar la interpretación de registros de polen fósil (Cañellas et al., 2009; Felde et al., 2009; y Lagos, 2017).

La relación polen-vegetación tiene ciertas limitaciones atribuibles a tres factores, principalmente: resolución taxonómica, dispersión, y producción del polen (Oswald et al., 2003; Sugita et al., 2010; y Meltsov et al., 2011). En la mayoría de los estudios sólo se pueden identificar entidades a nivel de familia, género o tipo polínico (Moore et al., 1991).

A excepción de las familias monotípicas, en que sí se pueden reconocer especies, el polen tiene algún grado de dispersión antes de depositarse, entonces, la cantidad de granos por taxones en las muestras tiende a ser variable (Cortina & Martínez, 2019). Existen tipos polínicos que se pueden dispersar a largas distancias y depositarse en lugares donde la especie productora no se encuentra, a diferencia de otros cuya dispersión es más restringida (Fernández et al., 2019). La producción polínica requiere considerar que algunos taxones (p. ej. anemófilos) producen más polen que otros (p. ej. entomófilos), por esta razón, la representatividad de las muestras polínicas

puede variar de manera importante (Hidalgo et al., 2003; Gómez-C et al., 2004; y Fernández et al., 2019).

5. Metodología

5.1. Marco geográfico

El estudio tuvo lugar en el sector norte del municipio de Cucutilla (noroeste del departamento de Norte de Santander) en la vereda Morquecha, microcuenca del río Cucutilla, entre coordenadas geográficas 7° 29' 9.08" N y 72° 48' 0.53" W, dentro de la zona de amortiguación del Parque Natural Regional Sisavita, en la franja altitudinal correspondiente a los llamados bosques subandinos o premontanos; ubicados en márgenes de la cuenca del río Zulia en el flanco oriente de la Cordillera Oriental (Figura 1). La zona corresponde a un bosque secundario (35 años apróx.), en elevaciones comprendidas entre 1604 y 1680 msnm. La precipitación media es de 2000mm/año y la temperatura media anual de 21°C. De acuerdo con la clasificación de Holdridge (1976) corresponde a la zona de vida de bosque húmedo premontano (bh-PM). Actualmente esta zona presenta cultivos misceláneos con predominio de café; sin embargo, su importancia radica en el gran número de hectáreas de reserva de recurso hídrico (CORPONOR, 2005).

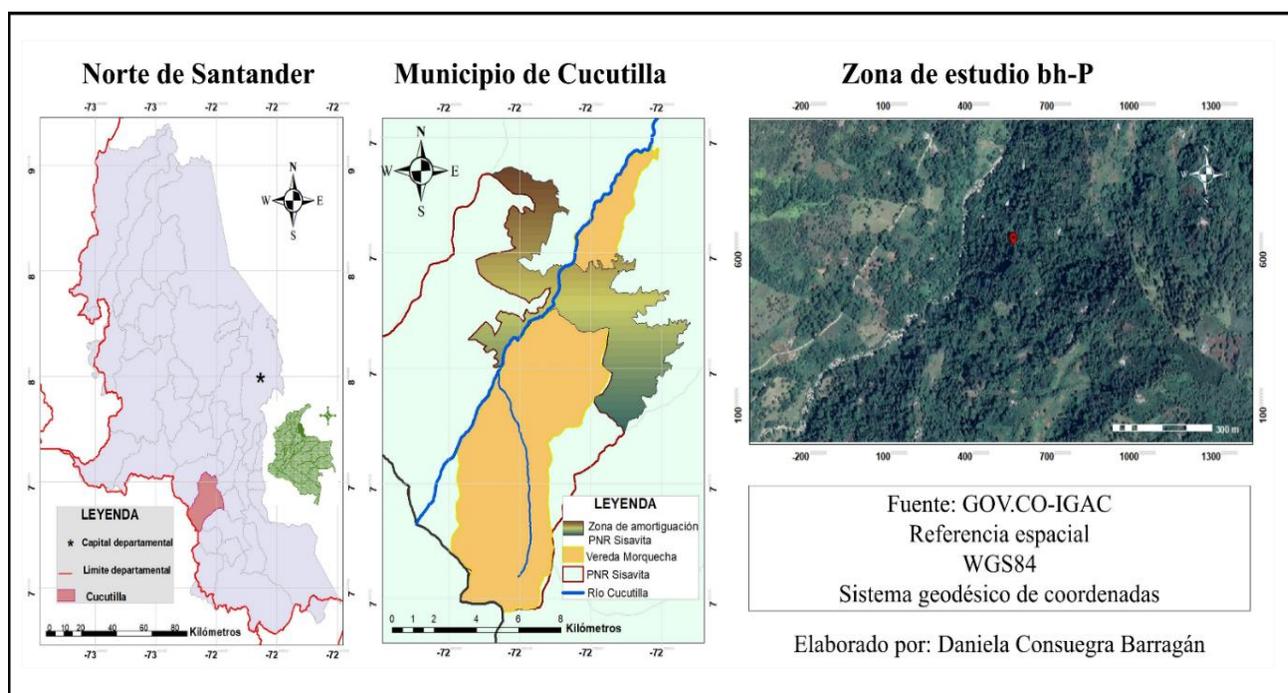


Figura 1. Localización del área de estudio.

5.2. Levantamiento de la vegetación

Dentro de los límites de 5 parcelas de 100m², se censaron los individuos a la vez que se tomaron datos de densidad, DAP y estratificación de acuerdo con el biotipo (tipo fisionómico) (Rangel & Lozano, 1986; y Medina, 2013) para obtener datos estructurales. Se recolectaron muestras botánicas con duplicado para su determinación taxonómica, la cual fue realizada en el Herbario Regional Catatumbo-Sarare (HECASA) y actualizada de acuerdo con el sistema de clasificación APG IV (Chase et al., 2016) consultado en las bases de datos especializadas: ThePlantList.org, Tropicos.org y Catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co.

A partir de los valores de área basal, densidad, dominancia y DAP se calculó el Índice de Valor de Importancia de la vegetación (IVI).

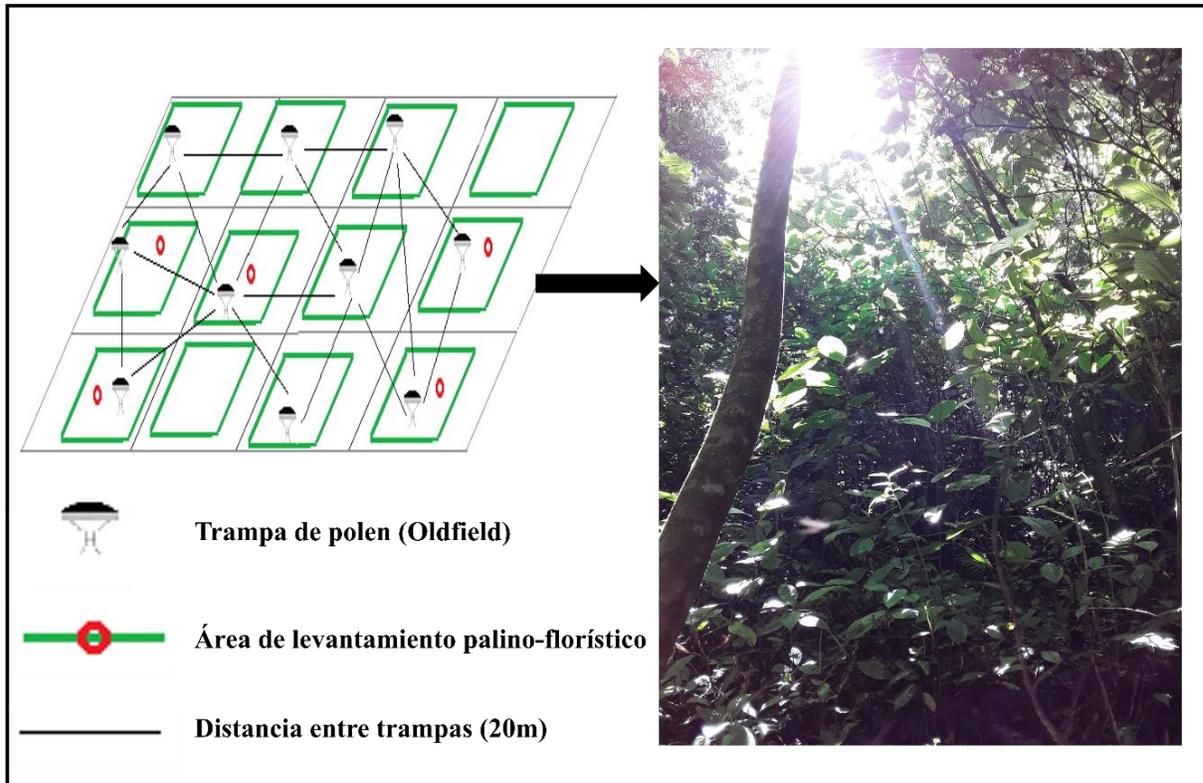


Figura 2. Muestreo de la vegetación y obtención de muestras polínicas.

5.3. Obtención de material polínico

Basado en el procedimiento utilizado por Bush, (1992) y Jantz et al., (2013), la lluvia de polen fue interceptada por trampas tipo Oldfield (Figura 3). Se instalaron 10 trampas a 5 cm por debajo del nivel del suelo distribuidas de manera equidistante en un área de 80m x 40m (Figura 2). La captura del polen tuvo lugar a 30 cm del nivel del suelo. El área de colecta por trampa fue de 254.16 cm². Las microfibras de vidrio se preservaron en ácido acético glacial.

Para efectos de la presente entrega, solo fue posible procesar el material de 4 trampas durante 4 meses de muestreo correspondientes a dos períodos contrastantes de precipitación: un

período lluvioso y un período seco comprendido entre los meses octubre-noviembre (2019) y enero-febrero (2020).

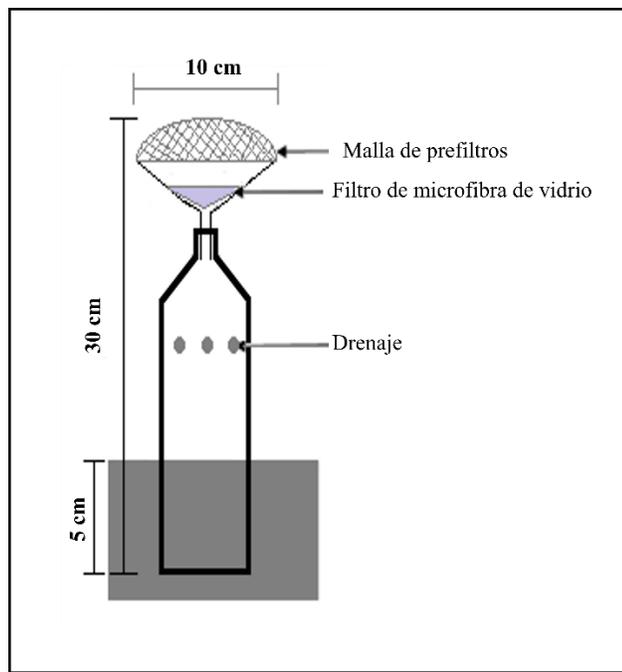


Figura 3. Los colectores tipo Oldfield (Bush, 1998) consisten en un cabezal reemplazable que contiene un círculo de papel filtro de fibra de vidrio-borosilicato de 55 mm de diámetro que, intercepta partículas de tamaños menores a $1,5 \mu\text{m}$ por sedimentación.

5.3.1. Procesamiento de las muestras polínicas

Se maceraron las microfibras de vidrio para permitir que el polen entrara en suspensión, y tras filtrar se trataron con la técnica de acetólisis de Erdtman (1986) con las modificaciones de Fonnegra (2005):

1. Las muestras suspendidas se centrifugaron a 3000 rpm durante 5 minutos
2. Se descartó el sobrenadante
3. Tras la deshidratación de las muestras, se adicionaron 5 mL de solución acetolítica (anhídrido acético y ácido sulfúrico concentrado en proporción 9:1). Las muestras se llevaron a

baño maría durante 3 minutos, se agitaron con una varilla de vidrio. Tras enfriarse, se centrifugaron a 3000 rpm durante 5 minutos

4. El sobrenadante fue descartado

5. Los preparados se lavaron con 10 mL de agua destilada más 3 gotas de etanol, con agitación durante dos minutos, se centrifugaron a 3000 rpm durante 5 minutos y se descartó el sobrenadante. El lavado se repitió dos veces más con agua destilada

6. Los residuos se suspendieron en 5 mL de glicerina acuosa al 50% durante 15 minutos. Se centrifugaron durante 5 minutos a 3000 rpm y se descartó el exceso.

5.3.2. Montaje de placas semipermanentes

Se preparó la glicerogelatina según la fórmula de Kisser (Erdtman, 1971) :

1. Se tomó un pequeño trozo de glicero-gelatina y se colocó en el primer tercio de un portaobjetos, con ayuda de un capilar, se depositó una gota del preparado de polen.

2. Los portaobjetos se llevaron a la placa de calentamiento hasta la fusión de la glicerogelatina, se colocó un cubreobjetos.

3. Tras solidificar, se sellaron las placas con esmalte transparente

5.3.3. Conteo y micrografías del material polínico

Se registró la frecuencia de cada morfotipo por colector mediante la técnica de recuento microscópico directo (Ramírez et al., 2017). La descripción se realizó de acuerdo con la terminología de Erdtman & Vishnu (1956); Erdtman (1957); y Punt et al. (2007) complementada con la terminología descriptiva de Halbritter et al. (2018); Lain (2004); Rivas (1976); Stafleu (1967) y Hesse et al. (2009) en el formato de la Palinoteca de la Universidad de Pamplona PUP

que tiene en cuenta la morfología, determinada por el ámbito y la forma, tamaño, unidades de dispersión, polaridad, aberturas (complejidad, número y posición), estructura de la exina y ornamentación.

Las micrografías fueron tomadas en un microscopio AXIO SCOPE A1 con cámara integrada (AXIOCAM ERC 5S ZEISS), en aumento de 1000x. Los caracteres métricos para la determinación palinotaxonómica se obtuvieron mediante el software de imágenes para microscopía ZEN 2.3 SP1 (blue edition) y se registraron en unidades micrométricas (μm).

5.4. Identificación del material polínico

La determinación palinotaxonómica se realizó a partir de consultas en bases de datos especializadas como La Plataforma Abierta para la Identificación del Polen (The Global Pollen Project), Base de datos Palinológica (PalDat) y la Red de Catálogos Polínicos Online (RCPol). Adicionalmente, se emplearon los atlas de Roubik & Moreno (1991), Baño (1986), Belmonte et al. (1986), Velásquez & Rangel-Ch, (1995), Mercado et al. (2013) y Leonhardt & Lorscheitter (2010).

6. Procesamiento de los datos

Se separaron los elementos alóctonos y autóctonos (*Ex situ-In situ*) de la lluvia polínica, excluyendo palinomorfos no identificados y esporas fúngicas.

Los datos del levantamiento vegetal y la identificación palinológica se expresaron como frecuencias relativas %V (IVI) según la metodología de (León et al., 2019) y %P (porcentaje de polen de x taxón) (Davis, 1963; Grabandt, 1985; Grabandt, 1980; Melief 1984 & Rangel 2005).

Las frecuencias relativas se obtuvieron del total de granos de polen encontrados en las parcelas, correspondientes a los levantamientos de la vegetación. Los valores de frecuencia polínica (Px) fueron calculados, según la metodología de Davis (1963) y la metodología de Grabandt (1985).

Para cada levantamiento se calculó la frecuencia polínica de cada taxón y su valor de importancia en la vegetación, cuyos valores de Px y Vx se definieron de la siguiente manera:

Davis (1963), Polen autóctono

$$\%Px = \frac{\# \text{ granos polen taxón } x}{\# \text{ granos de polen taxones inventariados en la vegetación}} * 100$$

Grabandt (1985), Polen autóctono y polen alóctono

$$\%Px = \frac{\# \text{ granos polen taxón } x}{\text{total granos polen del espectro polínico}} * 100$$

León et al., (2019)

$$\%Vx = \frac{\text{valor de importancia del taxón}}{\text{total valor de importancia vegtación}} * 100$$

6.1. Productividad

Se aplicaron los índices de productividad polínica de cada taxon expresado con el valor de R (Davis, 1963).

$$R = \frac{P}{V}$$

Donde,

R= relación de productividad

P= porcentaje de polen de un taxón

V= porcentaje del valor de importancia de un taxón en la vegetación

De acuerdo con los valores obtenidos se establecieron tres categorías:

- Sub-representados $R < 1$
- Sobre-representados $R > 2$
- En equilibrio $R = [1,2]$

Posteriormente, se calculó el grado de relación existente entre las variables %P y %V mediante el coeficiente de correlación de Pearson.

6.2. Asociación y dispersión (MBV)

Se calcularon tres índices de Davis: el índice de asociación (*A*); el índice de sobrerrepresentación (*O*); y el índice de subrepresentación (*U*), los cuales indican el grado de relación entre las variables P y V, de acuerdo con su registro simultáneo en los levantamientos.

$$A = B_0 / P_0 + P_1 + B_0$$

$$O = P_0 / P_0 + B_0$$

$$U = P_1 / P_1 + B_0$$

Donde,

B_0 : número de levantamientos donde están presentes tanto el tipo polínico como el taxón vegetal asociado

P_0 : número de levantamientos donde se registra el polen, pero el taxón que lo produce no está presente en la vegetación

P_1 : número de levantamientos donde el tipo de polen está ausente, pero el taxón vegetal está presente en la vegetación.

6.2.1. Efecto del polen foráneo (MBV)

Se calculó el índice de dispersión (MBV) del polen foráneo que se encuentra en el espectro polínico, pero no estuvo representado en la vegetación (Melief, 1985).

$$MBV = \frac{\sum \%PX}{n}$$

Donde,

n = número de levantamientos de campo en los que únicamente se presenta el polen del taxón x .

Los valores de MBV fueron categorizados según la regla de Sturges, pero debido a que el número de clases (5) no incluía a ciertos valores, se decidió establecer tres categorías concretamente definidas entre el conjunto de observaciones:

- I. Valores MBV entre [0.5 – 1.4), capacidad de dispersión baja

II. Valores MBV entre [1.4 – 4.6), capacidad de dispersión media

III. Valores MBV entre [4.6 – 13.8), capacidad de dispersión alta

6.3. Elaboración del diagrama de polen

De acuerdo con el registro de polen (%P_x) de los taxones más abundantes, se realizó un diagrama palinológico usando el entorno estadístico de RStudio 3.6.1 mediante las librerías “rioja” y “vegan” en el que se incluyeron las abundancias >1% en dos períodos de precipitación contrastantes: un período seco y un período lluvioso, en el que se agruparon según el biotipo vegetal.

6.4. Análisis de correspondencia (AC)

El AC simple permite describir las relaciones entre las variables categóricas de la palinoflorística y la fisionomía dominante del bh-PM, Taxón vs Biotipo Vegetal, dispuestas en una tabla de contingencia, en la que además se usa como criterio de ponderación la frecuencia polínica. Mediante el software estadístico IBM SPSS Statistics 25 se ejecutó el análisis utilizando como medida de distancia el Chi cuadrado, obteniendo un diagrama de dispersión biespacial (biplot).

7. Resultados

7.1. Levantamiento vegetal

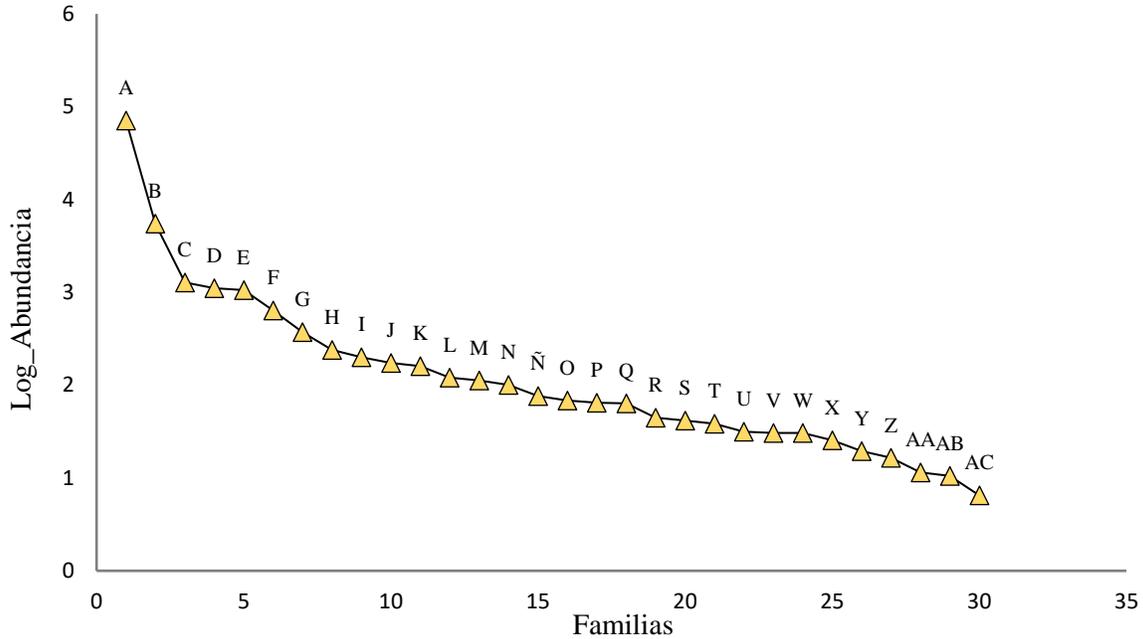


Figura 4. Distribución logarítmica de la abundancia de la flora del bh-PM por familias: A) Poaceae; B) Asteraceae; C) Bromeliaceae; D) Rubiaceae; E) Cucurbitaceae; F) Araceae; G) Menispermaceae; H) Araliaceae; I) Piperaceae; J) Fabaceae; K) Chloranthaceae; L) Siparunaceae; M) Dioscoreaceae; N) Rosaceae; Ñ) Verbenaceae; O) Gesneriaceae; P) Melastomataceae; Q) Myrtaceae; R) Hypericaceae; S) Clusiaceae; T) Moraceae; U) Anacardiaceae; V) Meliaceae; W) Polygalaceae; X) Malvaceae; Y) Ericaceae; Z) Lauraceae; AA) Zingiberaceae; AB) Orchidaceae; y, AC) Santalaceae.

Se registró un total de 30 familias botánicas como resultado de los muestreos de vegetación en cinco parcelas delimitadas dentro de la comunidad de bh-PM estudiada (Figura 4). Las familias más abundantes fueron Poaceae, Asteraceae, Bromeliaceae, Rubiaceae y Cucurbitaceae, las cuales se distribuyeron en 55 géneros y 65 especies que presentan biotipos predominantes del estrato herbáceo, arbustivo, arbóreo y lianoide para los cuales se presenta el Índice de Valor de Importancia (IVI) de cada especie en la vegetación (Figura 5).

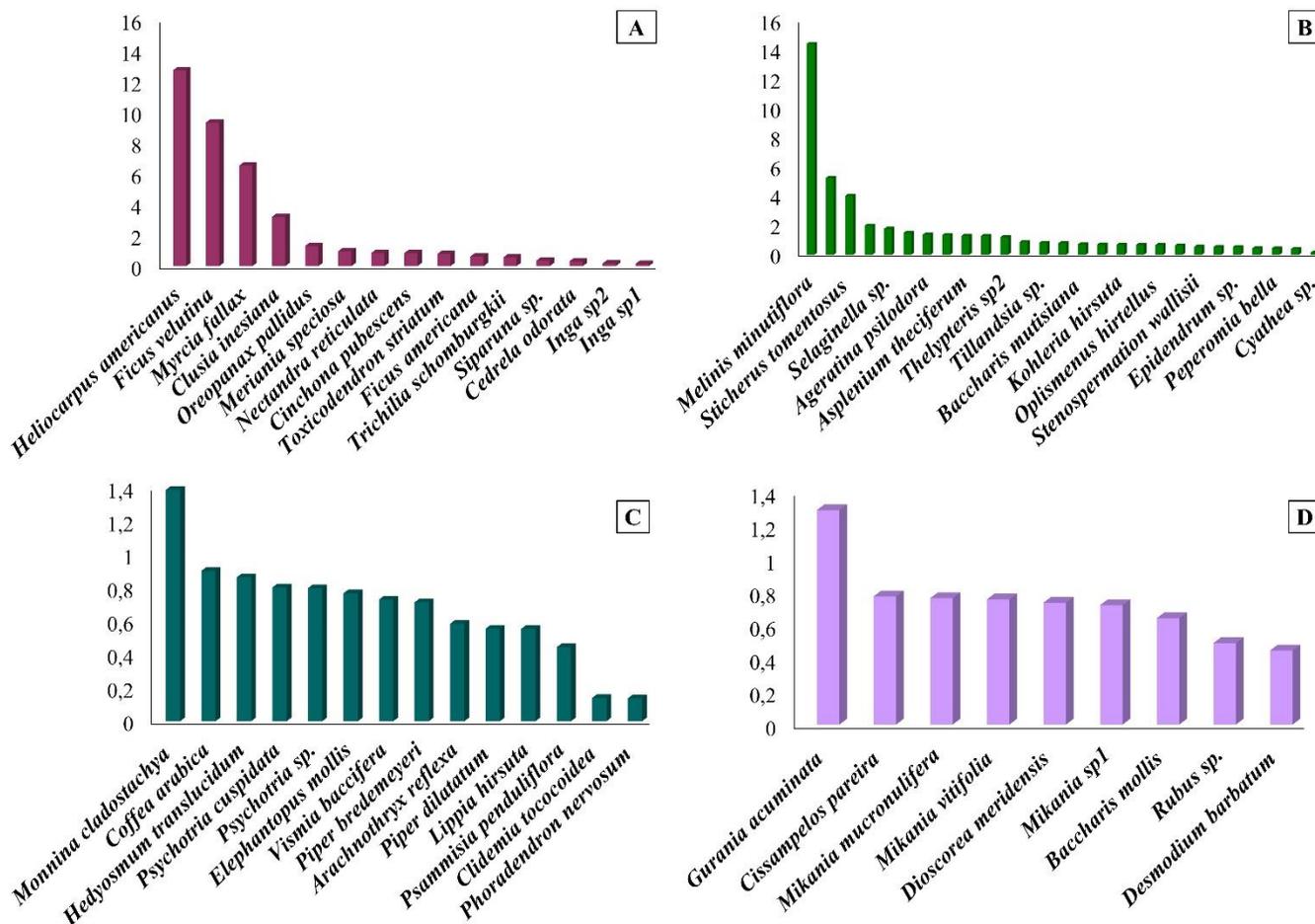


Figura 5. Índices de Valor de Importancia de la vegetación de bh-PM de acuerdo con los tipos fisionómicos dominantes. A) Biotipo árbol; B) Biotipo hierba; C) Biotipo arbusto; D) Biotipo liana.

El IVI para los taxones correspondientes al biotipo árbol constituye la agrupación cuyo IVI se distribuye en un amplio intervalo que, a su vez, junto con el biotipo hierba comprenden los valores más altos de representación en la vegetación (Figura 5A-B). No obstante, la vegetación de tipo herbáceo se representa como la más rica en su composición taxonómica. Aun así, la vegetación de tipo arbustivo, junto con el tipo lianoide, presentan intervalos de IVI idénticos

aunque la vegetación de biotipo arbustivo exhibe mayor riqueza taxonómica que la vegetación de biotipo liana (Figura 5C-D).

7.2. Conteo polínico

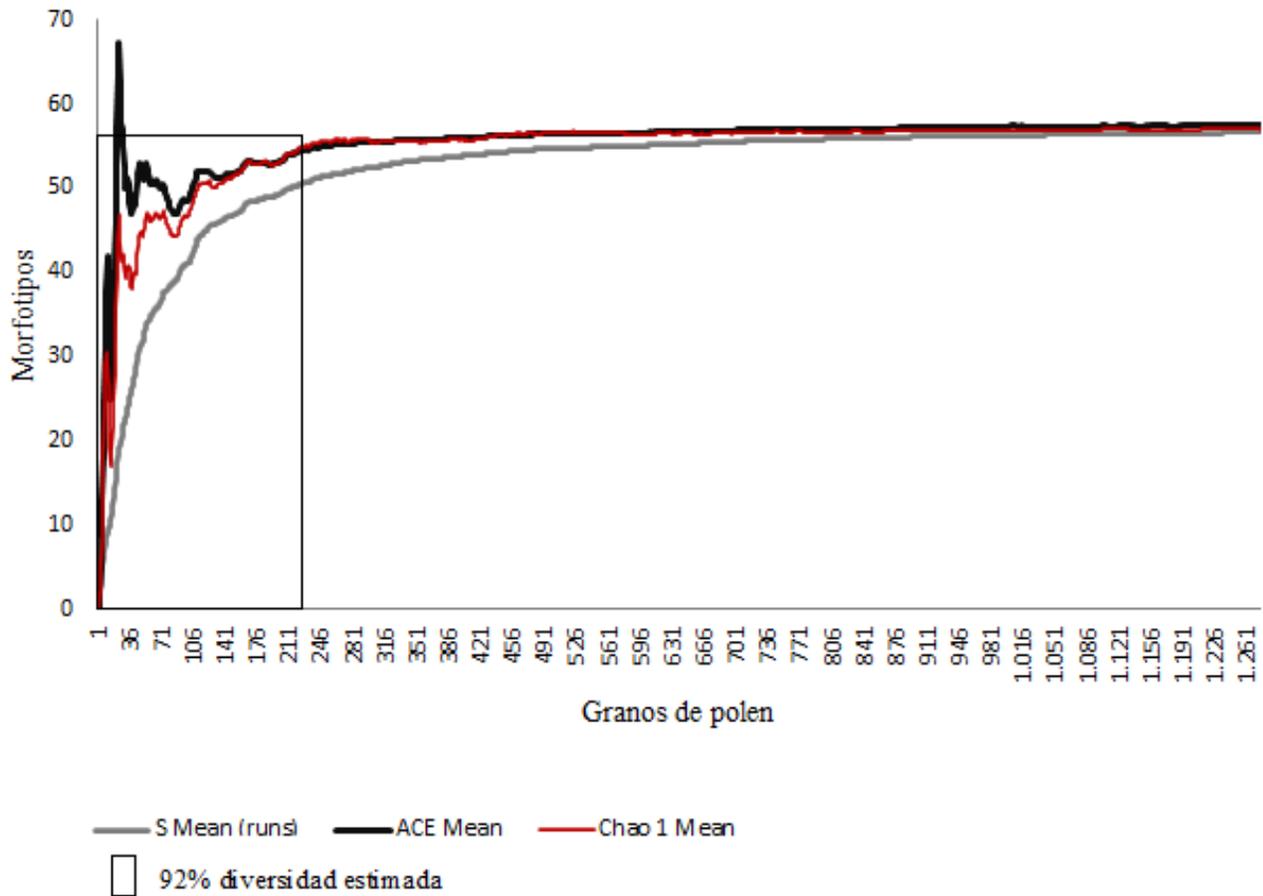


Figura 6. Curva de diversidad del conteo de los palinomorfos.

Después de cuatro meses de muestreo, y tras recuperar el material de 4 trampas Oldfield, correspondientes a dos períodos de precipitación contrastantes (período lluvioso y período seco), se efectuó el conteo de los palinomorfos. Mediante los estimadores CHAO 1 (Chao, 1984) y ACE

(Chao & Jost, 2012) se comprobó la fiabilidad del muestreo, los cuales se basaron en las abundancias (Figura 6). El conjunto de estimadores se comportó de manera similar, representando valores cercanos a los observados, y, señalando que, aproximadamente el 92% de la diversidad fue estimada para los cuatro levantamientos en campo.

Tabla 1. Elementos foráneos en la lluvia polínica analizada en el bh-PM.

Familia	Especie
Amaranthaceae	<i>Amaranthus sp.</i> <i>Alternanthera sp.</i>
Podocarpaceae	<i>Podocarpus oleifolius</i> D. Don <i>Podocarpus sp.</i>
Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> Kunth
Fabaceae	<i>Erythrina fusca</i> Lour
Magnoliaceae	<i>Magnolia caricifragans</i> (Lozano) Govaers
Pinaceae	<i>Pinus patula</i> Schltdl. & Cham.
Iridaceae	<i>Sisyrinchium sp.</i>
Orobanchaceae	<i>Pedicularis incurva</i> Benth.
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) Roem. & Schult.
Loranthaceae	<i>Oryctanthus sp.</i>
Campanulaceae	<i>Lobelia sp.</i>
Convolvulaceae	<i>Ipomoea sp.</i>
Myrtaceae	<i>Syzygium sp.</i>
Phrymaceae	<i>Leucocarpus perfoliatus</i> (Kunth) Benth.

Por otra parte, los palinomorfos de la vegetación in situ se agruparon en 18 familias distribuidas en 21 géneros, logrando la mayor resolución palinotaxonómica para 9 especies (Tabla 2).

Se realizó la separación del polen autóctono y del polen foráneo encontrándose un total de 58 tipos polínicos, entre los cuales, se identificaron 30 palinomorfos correspondientes a los taxones muestreados en la vegetación, y 16 palinomorfos -no correspondientes- a la vegetación de bh-PM

estudiada. Los palinomorfos foráneos se agruparon en 14 familias cuyos tipos polínicos identificables se distribuyeron en 8 géneros y 8 especies (Tabla 1).

Tabla 2. Polen autóctono del bh-PM correspondiente a la composición florística y su biotipo vegetal.

Familia	Especie			
Araceae	<i>Anthurium nymphaeifolius</i> K.Koch & CDBouché <i>Stenospermation</i> sp.	hierba	Biotipo	
Bromeliaceae	<i>Racinaea tetrantha</i> (Ruiz & Pav.) M.A.Spencer & L.B.Sm. <i>Tillandsia</i> sp.			
Poaceae	<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P. Beauv. <i>Oplismenus burmanni</i> (Retz.) P.Beauv. <i>Melinis</i> sp. <i>Lasiacis</i> sp. <i>Polypodium</i> sp.			
Polypodiaceae				
Asteraceae	<i>Ageratina</i> sp.			
Piperaceae	<i>Peperomia</i> sp.			
Rosaceae	<i>Rubus</i> sp.			liana
Asteraceae	<i>Mikania</i> sp. <i>Baccharis</i> sp.			
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.			arbusto
Rubiaceae	<i>Psychotria</i> sp. <i>Coffea arabica</i> L.			
Verbenaceae	<i>Lippia</i> sp.			
Chloranthaceae	<i>Hedyosmum translucidum</i> Cuatrec.			
Santalaceae	<i>Phoradendron</i> sp.			
Hypericaceae	<i>Vismia baccifera</i> (L.) Planch. & Triana			
Rubiaceae	<i>Arachnothryx</i> sp.	árbol		
Malvaceae	<i>Heliocarpus americanus</i> L.			
Moraceae	<i>Ficus</i> sp.			
Rubiaceae	<i>Cinchona</i> sp.			
Meliaceae	<i>Trichilia</i> sp.			
Clusiaceae	<i>Clusia inesiana</i> Cuatrec.			
Araliaceae	<i>Oreopanax</i> sp.			
Siparunaceae	<i>Siparuna</i> sp.			

7.3. Diagrama de polen

La Figura 7 presenta la frecuencia polínica >1% de 19 taxones principales de acuerdo con su registro en dos períodos de precipitación y los biotipos en la vegetación (forma de crecimiento).

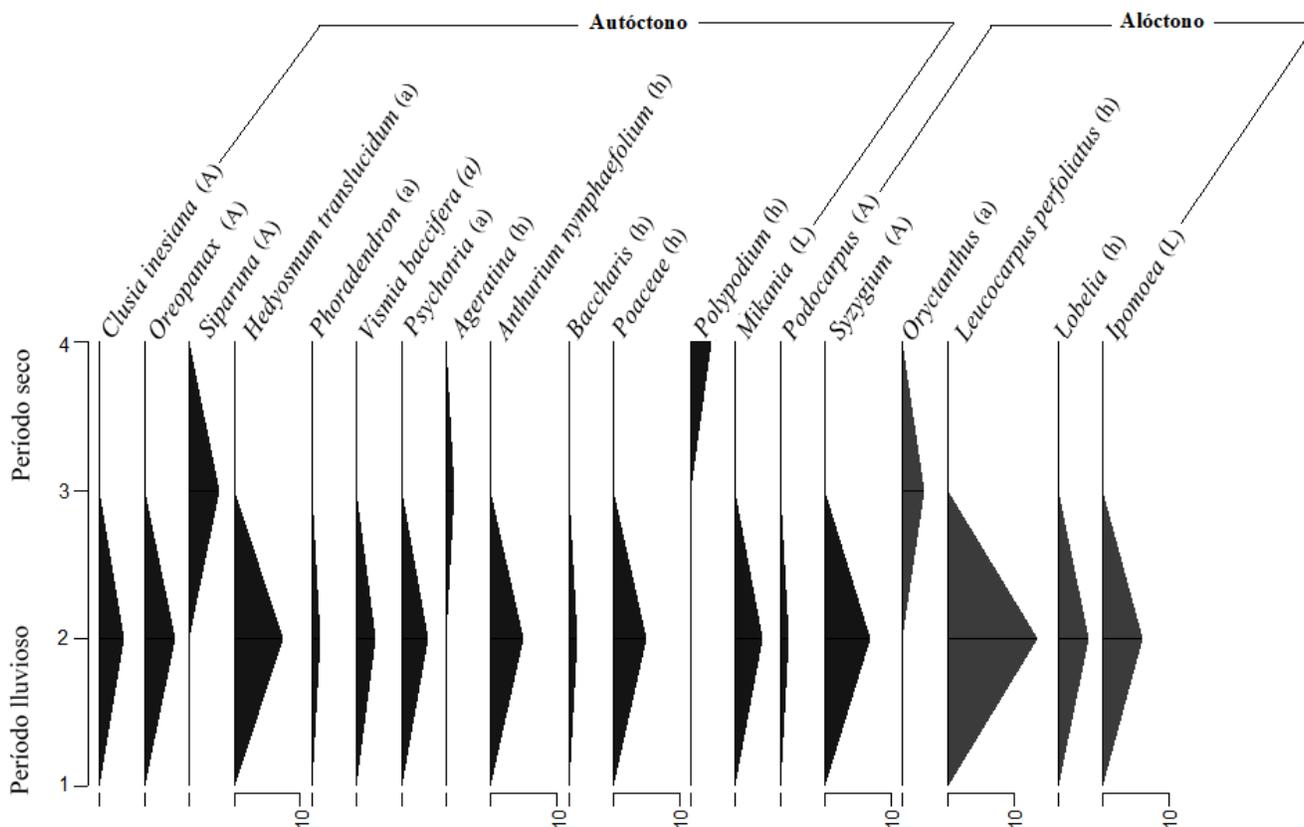


Figura 7. Diagrama de polen para los taxones con frecuencia >1%. A) polen arbóreo; a) polen arbustivo; h) polen herbáceo; L) polen de liana.

El período lluvioso, comprendido entre octubre y noviembre (1 y 2) reportó el 81,7% de la totalidad de polen. Sin embargo, la mayor parte del aporte de la temporada lluviosa tuvo lugar en noviembre (período lluvioso 2) con el 81,2%. Tal período fue el más abundante y rico en cuanto a la totalidad de los taxones constituyentes del registro polínico (15): *Leucocarpus perfoliatus* (13,8%); *Hedyosmum translucidum* (7,3%); *Syzygium* (6,9%); *Ipomoea* (6%); *Anthurium*

nymphaefolium (5%); *Poaceae* (5%); *Oreopanax* (4,6%); *Lobelia* (4,6%); *Mikania* (4,1%); *Psychotria* (4,1%); *Clusia inesiana* (3,7%); *Vismia baccifera* (2,8%); *Baccharis* (1,4%); *Phoradendron* (1,4%) y *Podocarpus* (1,4%).

En cuanto al período seco, la frecuencia polínica fue del 18,3%, siendo mayor el registro durante enero (período seco 3) correspondiente al 12,8% aportado por *Siparuna* (4,6%), *Oryctanthus* (3,2%) y *Ageratina* (1,4%). Durante febrero (período seco 4) la contribución fue de 5,5% aportado principalmente por *Polypodium* (Figura 7).

De modo que, los principales elementos polínicos foráneos encontrados presentaron una frecuencia del 35,9%, y la representatividad de los tipos polínicos autóctonos fue del 64,1% basado en su abundancia (Figura 7).

Por otra parte, la frecuencia polínica y la importancia de la vegetación, expresados en porcentajes de Grabandt (1985) y Davis (1963), difieren en que el primero tiene en cuenta el polen foráneo en el espectro polínico, mientras que el segundo se basa en el polen autóctono (Figura 8). Sin embargo, los valores P de Davis (1963) y Grabandt (1985), para todos los taxones en este estudio, están en proporción 2:1. Por lo tanto, ambos índices son válidos para su comparación con los valores de Vx (Figura 8). Pese a esto, se tuvieron en cuenta los valores de Davis, puesto que este índice representa los valores P de los tipos polínicos provenientes de la comunidad de bosque húmedo inventariado, es decir, de taxones autóctonos o propios.

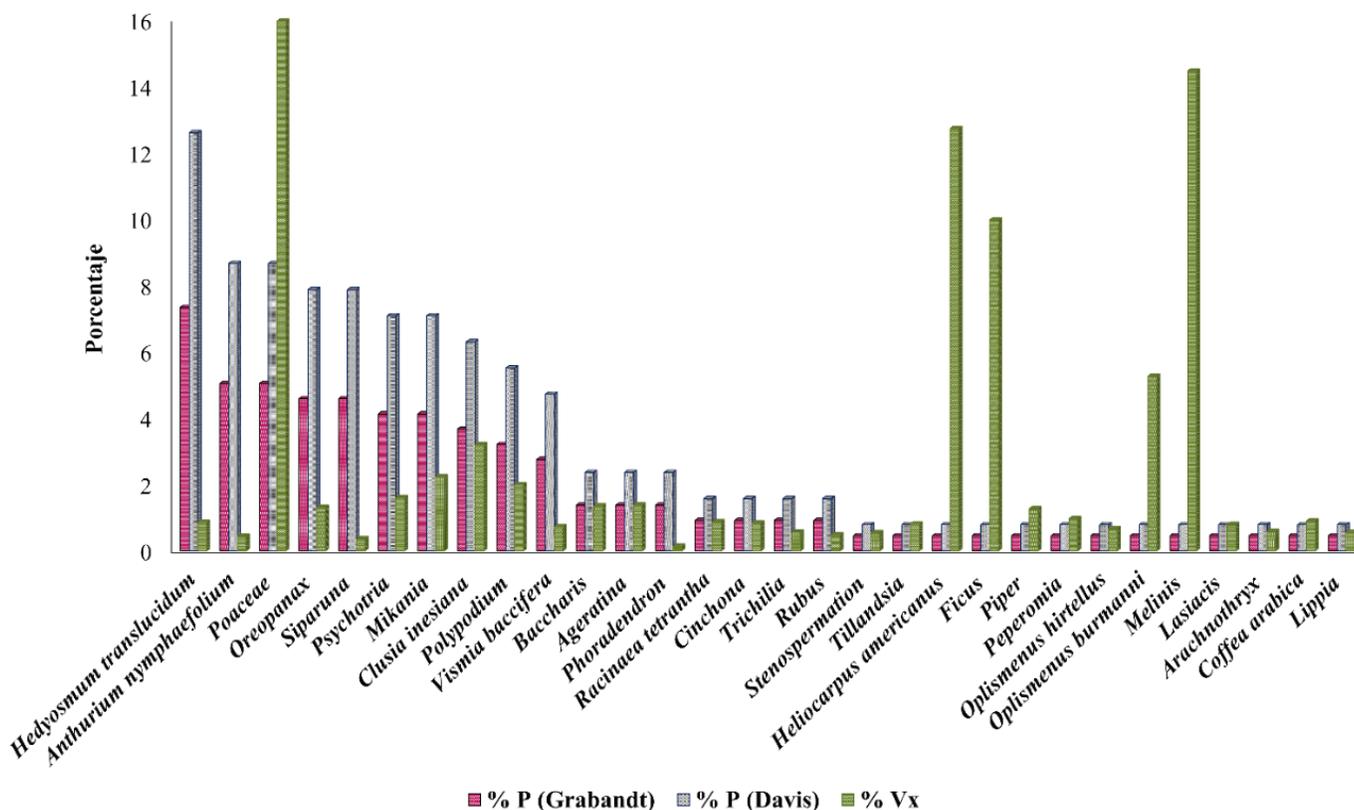


Figura 8. Valores porcentuales de la vegetación (%Vx) y la frecuencia polínica (%P) según Grabandt (1985) y Davis (1963).

De acuerdo con la metodología de la cuantificación del IVI y %Px, *Poaceae*; *Melinis*; *Heliocarpus americanus*; *Ficus* y *Oplismenus burmanni* fueron los taxones con mayor importancia florística (Figura 8) aunque los tres últimos registraron frecuencias polínicas <1%.

7.4. Índice R de productividad

Contrario a los valores de %P (Grabandt y Davis) y %Vx, la relación de productividad basada en Grabandt, no es la más apropiada puesto que el porcentaje de polen autóctono es

afectado por el polen foráneo, de manera que, las proporciones de productividad R entre Grabandt y Davis no son comparables o equivalentes (Figura 9). No obstante, el comportamiento de la productividad polínica exhibió una proporcionalidad inversa con respecto a los valores de importancia de la vegetación. En este sentido, las plantas con mayor representatividad en la vegetación mostraron valores de productividad más bajos que aquellas que tenían menores valores de importancia en la vegetación.

Las categorías de Davis establecidas a partir de tres grupos de datos diferenciados correspondieron a las siguientes:

Categoría I, subrepresentados ($R < 1$): *Melinis*, *Heliocarpus americanus*, *Ficus*, *Oplismenus burmanni*, Poaceae, *Piper*, *Peperomia* y *Coffea arabica* (Figura 9) son los taxones que componen la categoría con menor representación entre los elementos polínicos de la lluvia de polen autóctona del bh-PM, aun así, los taxones en mención se encuentran altamente representados en la vegetación, por lo cual, es preciso afirmar que la productividad polínica de los taxones de dicha categoría puede no depender directamente del establecimiento de los individuos en la vegetación.

Categoría II, sobrerrepresentados ($R > 2$): *Siparuna*, *Anthurium nymphaefolium*, *Phoradendron*, *Hedyosmum translucidum*, *Vismia baccifera*, *Oreopanax*, *Psychotria*, *Mikania*, *Rubus*, *Polypodium*, y *Trichilia* (Figura 9). De manera similar, estos taxones se señalan por una alta representatividad en la lluvia polínica aun cuando los valores de importancia en la vegetación son muy bajos.

Categoría III, en equilibrio ($R = [1,2]$): *Clusia inesiana*, *Cinchona*, *Racinaea tetrantha*, *Ageratina*, *Baccharis*, *Lippia*, *Stenospermation*, *Arachnothryx*, *Oplismenus hirtellus*, *Tillandsia* y *Lasiacis* (Figura 9). La representatividad equilibrada de los anteriores taxones, en la lluvia polínica y los valores de importancia de la vegetación, presentan intervalos cercanos aunque, la vegetación exhibe intervalos de distribución menores a la representatividad polínica.

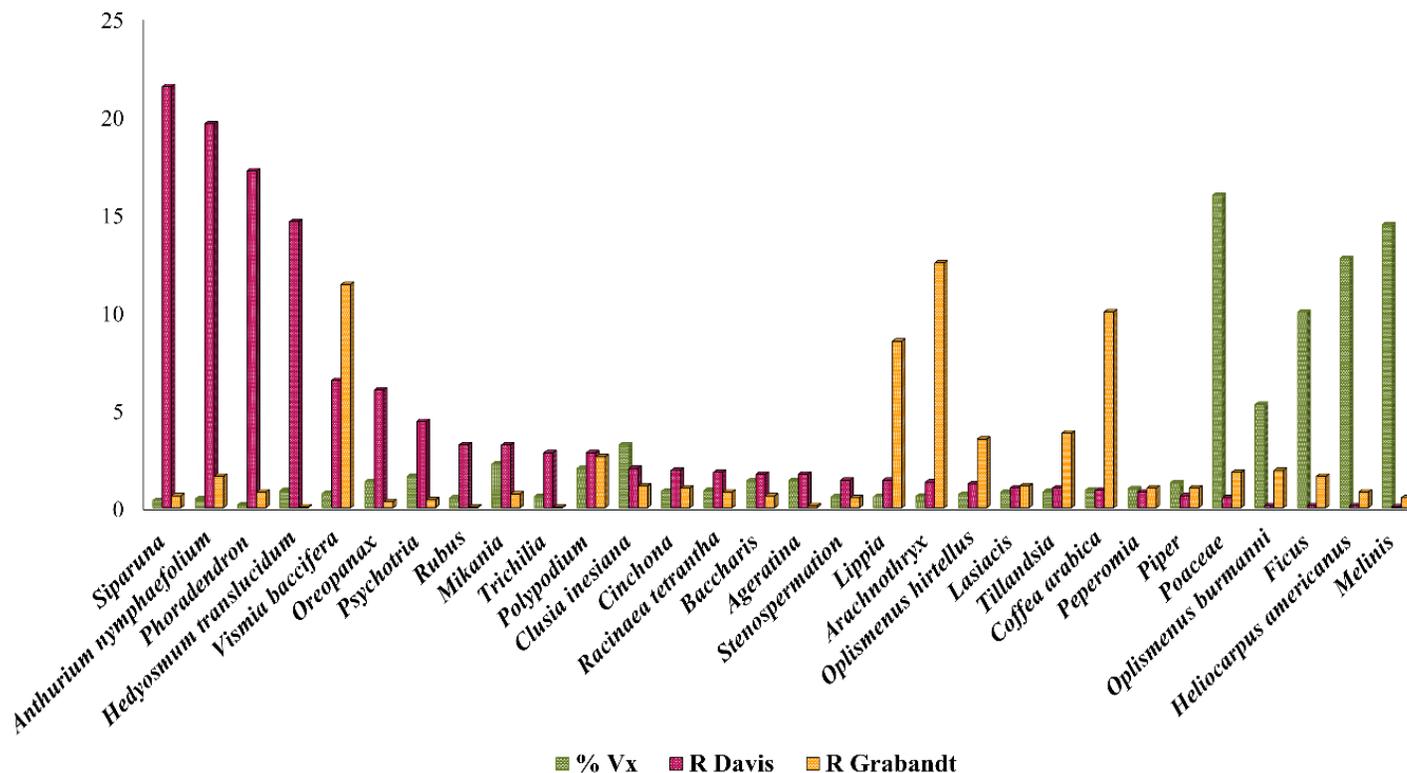


Figura 9. Índice de productividad polínica de los taxones representados en la vegetación del bh-PM (lluvia polínica autóctona).

7.5. Índice de correlación

La cuantificación de la relación entre las variables Polen y Vegetación mostró correspondencias lineales bajas, altas, perfectas e inexistentes cuyos valores se presentan en la Tabla 3.

Las variables implicadas en el establecimiento de relaciones lineales entre polen y vegetación otorgaron resultados de asociación de acuerdo con las áreas de levantamiento palinoflorísticos dadas por las parcelas de vegetación del bh-PM. Por lo cual, los resultados presentados se basan en la asociación intraespecífica, puesto que, se cuantifica la linealidad entre la afluencia polínica y el establecimiento de la vegetación en una misma comunidad de bosque

húmedo premontano. De manera que, los altos valores de asociación implican que el polen de determinado taxón y su registro en la vegetación presentan valores proporcionales, es decir, que el registro polínico de x taxón y su representatividad en la vegetación toman valores distribuidos en un mismo eje de variación.

Tabla 3. Coeficientes de correlación (Polen-Vegetación) de los taxones autóctonos asociados a la lluvia polínica del bh-PM.

Taxón	Coefficiente correlación	Interpretación
<i>Oreopanax</i>	-0,88	Negativa Alta
<i>Heliocarpus americanus</i>	-0,73	Negativa Alta
<i>Oplismenus burmanni</i>	-0,72	Negativa Alta
<i>Coffea arabica</i>	-0,72	Negativa Alta
<i>Clusia inesiana</i>	-0,71	Negativa Alta
<i>Arachnothryx</i>	-0,58	Negativa Baja
<i>Lippia</i>	-0,58	Negativa Baja
<i>Rubus</i>	-0,54	Negativa Baja
<i>Tillandsia</i>	-0,54	Negativa Baja
<i>Ficus</i>	-0,5	Negativa Baja
<i>Anthurium nymphaefolium</i>	-0,43	Negativa Baja
<i>Peperomia</i>	-0,38	Negativa Baja
<i>Vismia baccifera</i>	-0,33	Negativa Baja
<i>Polypodium</i>	-0,33	Negativa Baja
<i>Siparuna</i>	-0,33	Negativa Baja
<i>Ageratina</i>	-0,33	Negativa Baja
<i>Lasiacis</i>	0,05	Nula
<i>Baccharis</i>	0,45	Positiva Baja
<i>Cinchona</i>	0,51	Positiva Baja
<i>Mikania</i>	0,71	Positiva Alta
<i>Trichilia</i>	0,77	Positiva Alta
<i>Racinaea tetrantha</i>	0,83	Positiva Alta
<i>Piper</i>	0,94	Positiva Alta
<i>Poaceae</i>	0,96	Positiva Alta
<i>Psychotria</i>	0,98	Positiva Alta
<i>Stenospermation</i>	1	Positiva Perfecta
<i>Hedyosmum translucidum</i>	1	Positiva Perfecta
<i>Oplismenus hirtellus</i>	1	Positiva Perfecta
<i>Melinis</i>	1	Positiva Perfecta
<i>Phoradendron</i>	1	Positiva Perfecta

7.6. Índice de Asociación, Representatividad y Dispersión

Mediante el Índice de Asociación (A) se cuantificó la co-ocurrencia de las variables P y V cuyo referente fue el área. Los valores de A manifiestan asociaciones entre datos de presencia y/o ausencia de levantamientos de tipos polínicos y vegetación en las parcelas de bh-PM (Tabla 4). Por lo tanto, un tipo polínico estuvo fuertemente asociado (TFA) si $A > 0,65$. *Phoradendron*, *Melinis* y *Oplismenus hirtellus* tuvieron valores $A=1$. Tal asociación ‘perfecta’ indica que la sedimentación de polen de dichos taxones y su presencia en la vegetación ocurren de forma simultánea en un área determinada para todos los levantamientos. Para tales taxones, el registro de polen está determinado por los individuos que conforman la vegetación de un área de 100m^2 .

El índice $A=0,5$ indica una co-ocurrencia moderada de las variables P y V. Los tipos asociados fueron *Hedyosmum translucidum*, *Baccharis*, *Piper*, *Lasiacis* y *Stenospermation* (Tabla 4). La asociación moderada indicó que el polen de tales taxones y los individuos productores de esos tipos polínicos no se reconocen simultáneamente en todas de las áreas (parcelas) analizadas. De manera que, el hallazgo de polen de los anteriores taxones se relaciona con la presencia de las plantas creciendo en la misma área de donde se obtuvo el registro polínico, solo en la mitad de los casos.

Poaceae, *Mikania*, *Psychotria*, *Trichilia*, *Oreopanax*, *Clusia inesiana*, *Racinaea tetrantha*, *Cinchona*, *Heliocarpus americanus*, *Ficus*, *Peperomia*, *Coffea arabica* y *Tillandsia* fueron los tipos débilmente asociados $A < 0,5$ (P-V), es decir, estuvieron subrepresentados, y, sin valores de dispersión (Tabla 4). Esta baja asociación sugiere que menos del 50% de los levantamientos presentaron simultaneidad en los registros Polen-Vegetación (0,25-0,33%).

Tabla 4. Relación entre las variables P-V, de acuerdo con su registro simultáneo y sus valores de asociación y dispersión.

Taxón	% V_x	MBV	A	U	O
<i>Phoradendron</i>	0,14	N/R	1	0	0
<i>Melinis</i>	14,46	N/R	1	0	0
<i>Oplismenus hirtellus</i>	0,67	N/R	1	0	0
<i>Hedyosmum translucidum</i>	0,87	N/R	0,5	0,5	0
<i>Baccharis</i>	1,36	N/R	0,5	0,5	0
<i>Piper</i>	1,27	N/R	0,5	0,5	0
<i>Lasiacis</i>	0,8	N/R	0,5	0,5	0
<i>Stenospermation</i>	0,55	N/R	0,5	0,5	0
<i>Poaceae</i>	15,97	2,5	0,33	0	0,67
<i>Mikania</i>	2,23	N/R	0,33	0,67	0
<i>Psychotria</i>	1,6	N/R	0,33	0,67	0
<i>Trichilia</i>	0,57	N/R	0,33	0,67	0
<i>Oreopanax</i>	1,32	N/R	0,25	0,75	0
<i>Clusia inesiana</i>	3,21	N/R	0,25	0,75	0
<i>Racinaea tetrantha</i>	0,88	N/R	0,25	0,75	0
<i>Cinchona</i>	0,85	N/R	0,25	0,75	0
<i>Heliocarpus americanus</i>	12,73	N/R	0,25	0,75	0
<i>Ficus</i>	9,97	N/R	0,25	0,75	0
<i>Peperomia</i>	0,97	N/R	0,25	0,75	0
<i>Coffea arabica</i>	0,9	N/R	0,25	0,75	0
<i>Tillandsia</i>	0,82	N/R	0,25	0,75	0
<i>Anthurium nymphaefolium</i>	0,44	5	0	1	1
<i>Siparuna</i>	0,37	4,6	0	1	1
<i>Polypodium</i>	2	3,2	0	1	1
<i>Vismia baccifera</i>	0,73	2,8	0	1	1
<i>Ageratina</i>	1,39	1,4	0	1	1
<i>Rubus</i>	0,49	0,9	0	1	1
<i>Oplismenus burmanni</i>	5,27	0,5	0	1	1
<i>Arachnothryx</i>	0,59	0,5	0	1	1
<i>Lippia</i>	0,55	0,5	0	1	1

Anthurium nymphaefolium, *Siparuna*, *Polypodium*, *Vismia baccifera*, *Ageratina*, *Rubus*, *Oplismenus burmanni*, *Arachnothryx* y *Lippia* se caracterizaron por no presentar asociación P-V. La no asociación se refiere a que ninguno de estos tipos polínicos y su planta productora se

presentaron simultáneamente en la misma área (100m²). Por lo cual, el grado de representación no está determinado, pues, estos taxones están tan subrepresentados como sobrerrepresentados (Tabla 4).

En cambio, el índice de dispersión de los taxones tomó distintos valores en los taxones de la vegetación inventariada que no presentan asociaciones dentro de la comunidad de bh-PM estudiada. Por lo cual, es notorio que todos los taxones con algún grado de asociación no presentan valores de dispersión (a excepción de Poaceae, MBV = 2,5). Los valores de dispersión en taxones que no presentaron asociación están dados porque en algunos levantamientos se han hallado tipos polínicos, pero no su planta productora. Este fenómeno hace referencia a que ciertas plantas son capaces de dispersar su polen, independientemente de los mecanismos o estrategias que implementen puesto que el registro polínico, afuera de su área de ocurrencia, indica un grado de dispersión expresado como índice MBV.

Por lo anterior, la dispersión es un atributo cuantificable en taxones foráneos. Sin embargo, Poaceae es un taxón autóctono que presenta un grado de dispersión y también es necesario considerar que algunos granos de polen de Poaceae no fueron identificados hasta especie o género, por lo cual se agruparon dentro de la categoría de familia. Algunos de estos granos de polen pueden provenir de sitios cercanos al área de estudio, es decir, tener procedencia foránea y por tal razón presentar algún grado de dispersión, ya que para tenerlo debe registrar en sus levantamientos algunas áreas en donde el tipo polínico se encuentre, pero el taxón en la vegetación esté ausente.

7.7. Efecto del polen foráneo

Los valores de MBV fueron categorizados según la regla de Sturges, pero debido a que el número de clases (5) no incluía a ciertos valores, se decidió establecer tres categorías

concretamente definidas entre el conjunto de observaciones. El MBV cuantifica y categoriza el efecto del polen exógeno en la señal polínica local (bh-PM). De acuerdo con la metodología, la dispersión de polen alóctono en el bh-PM presenta categorías de capacidad de dispersión baja, alta y media (Tabla 5). Por obvias razones, estos taxones no registran individuos en la vegetación, por lo cual, los valores de MBV son proporcionalmente directos (1:1) a sus valores de %P.

Tabla 5. Índice de dispersión de los tipos polínicos -no asociados- a la vegetación del bh-PM.

Taxón	%P	MBV
<i>Alternanthera</i>	0,46	0,5
<i>Alnus acuminata</i>	0,46	0,5
<i>Erythrina fusca</i>	0,46	0,5
<i>Magnolia caricaefragans</i>	0,46	0,5
<i>Pinus patula</i>	0,46	0,5
<i>Podocarpus</i>	0,46	0,5
<i>Amaranthus</i>	0,92	0,9
<i>Podocarpus oleifolius</i>	0,92	0,9
<i>Sisyrinchium</i>	0,92	0,9
<i>Pedicularis incurva</i>	0,92	0,9
<i>Myrsine coriaceae</i>	0,92	0,9
<i>Oryctanthus</i>	3,21	3,2
<i>Lobelia</i>	4,59	4,6
<i>Ipomoea</i>	5,96	6
<i>Syzygium</i>	6,88	6,9
<i>Leucocarpus perfoliatus</i>	13,76	13,8

Categorías

- I. Valores MBV entre [0,5 – 1,4), capacidad de dispersión baja
- II. Valores MBV entre [1,4 – 4,6), capacidad de dispersión media
- III. Valores MBV entre [4,6 – 13,8), capacidad de dispersión alta

7.8. Análisis de Correspondencia Simple (ACS)

La interdependencia de las variables Taxón y Biotipo Vegetal se evidenció mediante una prueba de hipótesis de Chi cuadrado, cuya significancia registró un valor ($1,6118e^{-39}$) menor al valor crítico (0,05).

H₀: el aporte polínico de los taxones es independiente de los Biotipos Vegetales dominantes del bh-PM.

H_a: el aporte polínico de los taxones es dependiente de los Biotipos Vegetales dominantes del bh-PM.

La distribución entre las frecuencias arrojó un valor de Chi cuadrado inferior al p-valor (0,05), y consecuentemente no se aceptó la hipótesis nula, por lo cual, es posible afirmar que el aporte polínico de los taxones, agrupados por familia, depende de los Biotipos Vegetales que dominan el bh-PM, como lo son, el biotipo árbol; arbusto; hierba; y liana (Tabla 6).

La construcción de las dimensiones se da por una combinación lineal de las variables categóricas, y la importancia de las dimensiones se contempla de forma descendente, de manera que, el poder discriminante para retener las dimensiones 1 y 2 se basa en el valor singular, y la variación explicada, la cual está dada por la inercia cuyo aporte para las dos dimensiones mencionadas explica el 76,2% de las observaciones (Tabla 6). Adicionalmente, la contribución de la inercia total en la dimensión 1 es del 98,5% por tal razón dicha dimensión es la que reúne la mayor contribución.

Tabla 6. Contribuciones a la inercia total de cada dimensión.

Dimensión	Valor singular	Inercia total	Chi cuadrado	Sig.	Proporción de inercia	
					Explicada	Acumulada
1	0,993	0,985			0,399	0,399
2	0,948	0,898			0,363	0,762
3	0,767	0,588			0,238	1,000
Total		2,472	313,954	1,6118e-39	1,000	1,000

La Tabla 7 reúne las puntuaciones de los perfiles fila correspondientes a las modalidades de la variable Taxón, así como las contribuciones totales de cada perfil fila a la inercia de cada dimensión y las contribuciones relativas de cada dimensión a la inercia del punto. A cada modalidad de la variable Taxón le corresponde una masa igual a su frecuencia relativa que representa el peso de dicho perfil o modalidad en el análisis. En este sentido, la masa representa la ponderación de las frecuencias y sus valores indican la mayor o menor importancia en la asociación, por lo cual, Chloranthaceae (12,6%); Poaceae (11,8%); Asteraceae (11,8%); y Rubiaceae (10,2%) constituyen los taxones con mayor ponderación en el análisis.

Por otra parte, la inercia en la puntuación indica el grado de distribución de la frecuencia entre las observaciones, de manera que, los valores de inercia más altos sugieren que el polen aportado por cada categoría taxonómica difiere entre los hábitos que lo componen, aunque no necesariamente la categoría taxonómica agrupe Biotipos distintos, por ejemplo; Asteraceae presenta un valor de inercia alto (0,427), y a su vez, la identificación palinotaxonómica mostró que el aporte de polen proveniente de las plantas de esta familia corresponde a dos biotipos distintos, hierba y liana; en cambio, Chloranthaceae, en su aporte polínico no exhibe Biotipos distintos al

arbusto, y su valor de inercia también es alto, lo cual es debido a que la frecuencia polínica registrada de dicha categoría taxonómica representa un valor considerablemente distinto dentro del conjunto de observaciones.

Tabla 7. Contribuciones totales y relativas de los perfiles fila.

Taxón	Masa	Puntuación en dimensión		Inercia
		1	2	
Araceae	0,094	1,130	-0,124	0,178
Bromeliaceae	0,024	1,130	-0,124	0,045
Malvaceae	0,008	-1,033	-1,329	0,022
Moraceae	0,008	-1,033	-1,329	0,022
Piperaceae	0,016	0,202	0,630	0,009
Poaceae	0,118	1,130	-0,124	0,223
Rubiaceae	0,102	-0,774	0,967	0,152
Verbenaceae	0,008	-0,726	1,385	0,018
Meliaceae	0,016	-1,033	-1,329	0,043
Rosaceae	0,016	1,183	-0,180	0,166
Asteraceae	0,118	1,162	-0,157	0,427
Santalaceae	0,024	-0,726	1,385	0,055
Hypericaceae	0,047	-0,726	1,385	0,111
Polypodiaceae	0,055	1,130	-0,124	0,104
Clusiaceae	0,063	-1,033	-1,329	0,172
Araliaceae	0,079	-1,033	-1,329	0,215
Siparunaceae	0,079	-1,033	-1,329	0,215
Chloranthaceae	0,126	-0,726	1,385	0,295
Total activo	1,000			2,472

En contraste, el valor de la inercia de Piperaceae es muy bajo (0,009) aun cuando la contribución de elementos polínicos propios de dicha categoría proviene de los Biotipos hierba y arbusto. De manera que, la interpretación de los perfiles fila señala que los valores relacionados

con la masa son directamente proporcionales a la afluencia de polen proveniente de las plantas que se agrupan en determinada categoría taxonómica; mientras que, los valores inerciales se refieren, típicamente a las diferencias cuantitativas del aporte polínico de las plantas agrupadas por familia y biotipos.

En la Tabla 8 se muestran las puntuaciones de los perfiles columna del AC así como las contribuciones totales de cada perfil a la inercia de las dimensiones y las contribuciones relativas de cada dimensión a la inercia del punto. De las modalidades de Biotipo Vegetal, la categoría hierba fue la que más elementos otorgó a la composición de la lluvia polínica y la que mayor influencia representa en la asociación (34,6%).

Tabla 8. Contribuciones totales y relativas de los perfiles columna.

Biotipo Vegetal	Masa	Puntuación en dimensión		Inercia	Contribución				
		1	2		Del punto en la inercia de dimensión		De la dimensión en la inercia del punto		
					1	2	1	2	Total
Árbol	0,268	-1,026	-1,260	0,683	0,284	0,448	0,410	0,590	1,000
arbusto	0,299	-0,721	1,313	0,643	0,157	0,544	0,240	0,760	1,000
Hierba	0,346	1,122	-0,117	0,560	0,439	0,005	0,772	0,008	0,780
Liana	0,087	1,175	-0,170	0,586	0,120	0,003	0,202	0,004	0,206
Total activo	1,000			2,472	1,000	1,000			

Sin embargo, el valor de la inercia total indicó una baja variabilidad o dispersión de la serie de datos, es decir que, la frecuencia polínica de las familias agrupadas en por el Biotipo hierba presentan contribuciones similares o cercanas. Consecutivamente, el Biotipo arbusto exhibe una contribución de elementos polínicos del 29,9%, cuyas observaciones presentan una alta variabilidad; a su vez, el Biotipo árbol mostró un aporte de elementos polínicos del 26,8% con el valor de inercia más alto dentro de las modalidades, lo cual indica que aunque la cantidad de

elementos polínicos provenientes del estrato arbóreo no fue la mayor en términos de abundancia, si representa el biotipo que más familias agrupa, o el que mayor riqueza ostenta.

En cuanto al Biotipo liana, la representatividad o contribución de elementos polínicos a la constitución de la lluvia polínica local correspondió al 8,7% y el valor alto valor de la inercia es explicado por las altas diferencias en los valores de frecuencias polínicas correspondientes a dos familias agrupadas por dicho Biotipo. En síntesis, si se explica en términos de composición y abundancia, el Biotipo hierba es la categoría que recoge la mayor cantidad de información en cuanto a la abundancia polínica, pero el biotipo árbol ostenta la mayor riqueza de tipos polínicos agrupados por familias.

Los puntos correspondientes a los perfiles condicionales fila y columna (Figura 10) muestran las agrupaciones palinoflorísticas conformadas por los taxones y los respectivos biotipos fisionómicos del bh-PM. La representatividad de los biotipos en la dimensión es mayor cuanto más alejado se encuentre del origen, por lo cual, los biotipos hierba, y liana son los que mayor representatividad tienen en la dimensión 1; mientras que, los biotipos árbol y arbusto están representados en la dimensión 2.

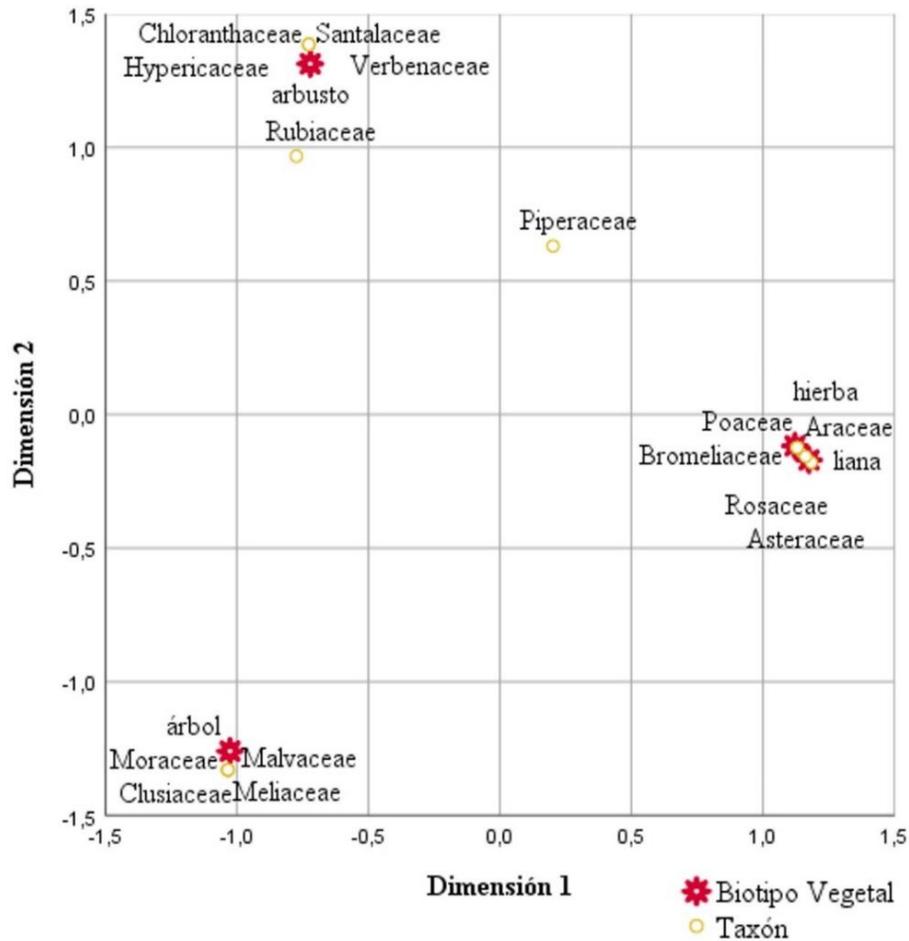


Figura 10. Mapa de posicionamiento (biplot) de filas y columnas de las categorías Biotipo Vegetal y Taxón. Representación de los productos escalares.

8. Discusión

8.1. Relación Polen-Vegetación: índices de representatividad, R y A

La relación Polen-Vegetación en biomas de bh-PM circunscritos a zonas de Parques Naturales representa uno de los primeros resultados del análisis de tal fenómeno para las particulares circunstancias del nororiente colombiano, puesto que, gran parte de las investigaciones realizadas respecto al tema se han direccionado a los estudios de alta montaña y sus gradientes

altitudinales sin llegar específicamente a cuestiones relacionadas con este tipo de ecosistemas, destacando las contribuciones de Solano & Mercado (2020); Rueda & Velásquez (2018), Hooghiemstra & Van der Hammen (1993); Hooghiemstra (1989); y Grabandt (1980) en estudios de lluvia de polen en la cordillera oriental colombiana.

Para efectos del presente estudio, la metodología contempló el cálculo del índice de productividad de acuerdo con Davis (1963) y Grabandt (1985) para fines comparativos. Sin embargo, los resultados considerados se basan en los propuestos por Davis (1963) puesto que, el alcance del estudio aborda la relación polen-vegetación en una escala espacial que se puede considerar como local, por lo cual, se tiene en cuenta el polen proveniente del inventario florístico del bh-PM, en tanto que, la metodología propuesta por Grabandt (1985) incluye la estimación de productividad basándose, además, en los elementos foráneos, lo cual no resulta pertinente para la delimitación del estudio ya que el mencionado método puede ser útil en interpretaciones relacionadas con el estudio de diversas formaciones vegetales dadas por gradientes altitudinales o paisajísticos. El Índice R de Davis (1963) mostró que el 36,6% de los taxones inventariados estuvieron sobrerrepresentados; el 26,6% subrepresentados, y el 36,8% restante se reportaron en equilibrio. Por otra parte, el Índice R según Grabandt (1985), registró como subrepresentados al 46,6% de los taxones pertenecientes a la vegetación de bh-PM, como taxones sobrerrepresentados en la lluvia polínica al 28,3%, y el 30% de los taxones inventariados tuvieron representatividad en equilibrio.

En atención a lo anterior, se considera que los resultados del Índice R según Grabandt (1985) revelan la influencia del polen foráneo, y su interpretación puede resultar compleja si se tiene en cuenta a la productividad y la distancia de las fuentes emisoras de polen como factores que potencialmente afectan dicha interpretación. Adicionalmente, la zona de amortiguación del

Reportó la mayor productividad polínica con relación a su importancia en la vegetación con un índice R de categoría II. Sin embargo, este taxón es de tipo no asociado (TNA) a la vegetación. Esto no indica que no se cuente con el registro del taxon en la vegetación, sino que el registro simultáneo del polen y su planta emisora no ocurre en una misma área de sedimentación (100m²). Por tal razón, este taxon presenta alta capacidad de dispersión ya que el lugar en donde se sedimenta el polen es lo suficientemente distante de donde se produce. Con relación al síndrome de polinización, Bello et al., (2002) reportan que, la entomofilia es de común ocurrencia en *Siparuna spp.*, específicamente, por la interacción con insectos cecidómidos.

***Anthurium nymphaefolium* R:19,7 A: 0 MBV: 5,04**

La productividad polínica de este taxón está sobrerrepresentada con relación a su importancia en la vegetación. Por otra parte, la asociación es inexistente cuando se tienen levantamientos de polen y vegetación no simultáneos en un área de sedimentación determinada, por lo cual su capacidad de dispersión es alta, aunque sea un tipo no asociado. Schwerdtfeger et al., (2002) y Roubik & Hanson (2004) reportan que el síndrome de la entomofilia (*Drosophilidae*, *Euglossini* y *Meliponini*) está relacionado con este taxón.

***Phoradendron* R: 17,5 A: 1**

Corresponde a un Tipo Fuertemente Asociado (TFA) con una alta productividad polínica que indica que, tanto el polen como la planta se registran simultáneamente en un área de sedimentación determinada. Cronquist (1981) afirma que el sistema de polinización en este taxón es generalista, aunque predominan la entomofilia y la anemófila.

***Hedyosmum translucidum* R: 14,6 A: 0,5**

Tipo Asociado (TA) con alta productividad polínica. La moderada asociación polen-vegetación de este taxón se debe al registro simultaneo en la mitad de los levantamientos, es decir que, en términos de área, se esperaría que este taxón presente registro palinológico y florístico en

razón de 1:2. Todzia, (1993) describe el síndrome de polinización de *H. translucidum* de acuerdo con sus inflorescencias estaminadas vinculadas con el síndrome de anemofilia.

***Vismia baccifera* R: 6,5 A: 0 MBV: 2,8**

Tipo no asociado (TNA) con alta productividad polínica y capacidad de dispersión media. Por lo cual, en ningún levantamiento se dio simultáneamente el registro palinológico y florístico. El síndrome de polinización está dado exclusivamente por abejas de tamaños variables (Ramirez, 1989).

***Oreopanax* R: 6 A: 0,25 U: 0,75**

A pesar de que la productividad polínica es alta, este taxón se encuentra subrepresentado en los levantamientos, puesto que, la asociación entre las variables P y V es débil, es decir, que en cada muestra, la densidad polínica es baja con respecto a otros taxones aun cuando su capacidad de dispersión es alta. En cuanto al sistema de polinización, Ángel, (2019) afirman que se establece por entomofilia (Syrphidae y Tachinidae). No obstante, la productividad polínica sobrerrepresentada puede estar determinada por la amplitud de las copas arbóreas de los individuos pertenecientes a este taxón, los cuales desarrollan inflorescencias multitudinarias que pueden aportar polen en demasía (Morales & Idárraga, 2009).

***Psychotria* R: 4,4 A: 0,33**

Taxón cuya productividad polínica está sobrerrepresentada. Sin embargo, la asociación P y V es de tipo subrepresentado. Tobar et al., (2001) reporta que para la cordillera Central (1700-2000 msnm) el síndrome floral biótico, en *Psychotria*, esta mediado por la psicofilia (especies de *Heliconinae*).

***Rubus* R: 3,2 A: 0 MBV: 0,92**

El valor R indica que la productividad polínica de *Rubus* está sobrerrepresentada en el espectro polínico, pero el taxón corresponde a un TNA que expresa baja capacidad de dispersión polínica. De modo que, las muestras palinológicas no ocurren simultáneamente con el registro florístico en la misma área de sedimentación. En general, las especies de *Rubus* presentan síndrome biótico generalista según lo reportado por Montoya (2011); Chamorro et al., (2013) para la cordillera oriental afirmando, que en la recolección de polen y néctar, los insectos entran fácilmente en contacto con las estructuras reproductivas, además de que los individuos de *Rubus* son típicamente establecidos en zonas de claros y bordes de bosques.

***Mikania* R: 3,2 A: 0,33 U: 0,67**

Este taxón presenta una productividad polínica sobrerrepresentada, aunque, el valor de R es bajo dentro de la categoría. A su vez, la asociación P-V corresponde a un tipo subrepresentado (TUR). A su vez, es característico de este taxón el síndrome floral asociado a la entomofilia (Andrade, 2018). El biotipo dominante de dicho taxón es de bejuco y se caracteriza por producir inflorescencias con gran cantidad de flores (Sánchez et al., 2007).

***Trichilia* R: 2,8 A: 0,33 U: 0,67**

La productividad polínica de este taxón esta sobrerrepresentada, aun cuando la asociación P-V está subrepresentada. De acuerdo con Sarache (2019) el síndrome floral característico de *Trichilia spp.*, es la entomofilia, el cual se ha reportado en el bosque seco tropical colombiano. El biotipo arbóreo es dominante en este género cuyos individuos producen abundantes inflorescencias (Puentes et al., 1993).

***Polypodium* R: 2,8 A: 0 MBV: 3,21**

Taxón que conforma el estrato herbáceo cuya productividad de esporas está sobrerrepresentada (alta) pero, corresponde a un tipo no asociado respecto a las variables P y V, por lo cual exhibe una moderada capacidad de dispersión.

***Clusia inesiana* R: 2 A: 0,25 U: 0,75**

La productividad polínica está en equilibrio con respecto a los demás taxones autóctonos constituyentes de la lluvia polínica. Por otra parte, la asociación polen-vegetación de este taxón se encuentra subrepresentada, es decir, que en el 25% de los casos la ocurrencia florística y palinológica en un área de sedimentación, es simultánea. Las plantas de *C. inesiana* son polinizadas exclusivamente por abejas de tamaño variable (Ramírez, 1989).

***Cinchona* R: 1,9 A: 0,25 U: 0,75**

Taxón con productividad polínica en equilibrio, cuya asociación P-V es de tipo subrepresentada. La polinización en *Cinchona spp.*, parece estar facilitada por entomofilia (Günter et al., 2008) puesto que la inflorescencia es terminal produciendo frutos en cápsulas pequeñas, facilitando, también la polinización por ornitofilia (colibríes) (Santos, 2018).

***Racinaea tetrantha* R: 1,8 A: 0,25 U: 0,75**

La productividad polínica en *R. Tetrantha* está en equilibrio con respecto al resto de los elementos autóctonos. Por su parte, la asociación polen-vegetación es baja encontrándose subrepresentada. Poveda (2019) confirma que la polinización en este taxón está mediada por el síndrome de la ornitofilia (colibríes: *Metallura tyrianthina*).

***Baccharis* R: 1,7 A: 0,5 U: 0,5**

La productividad polínica de este taxón está en equilibrio en relación con los elementos autóctonos de la lluvia polínica. La asociación polen-vegetación es moderada correspondiente a

un tipo polínico asociado a la vegetación (TA). Torres & Galetto (2008) enuncian la entomofilia como sistema de polinización en *Baccharis spp.*

***Ageratina* R: 1,7 A: 0 MBV: 1,4**

La productividad polínica registra valores de equilibrio en referencia al resto de elementos autóctonos constituyentes de la lluvia polínica. La asociación polen-vegetación (V-P) es nula constituyéndose como tipo no asociado (TNA), con capacidad de dispersión moderada, lo cual es concordante con la significativa productividad polínica de este taxón. Adicionalmente, Mancera & Sánchez (2019) afirman que este taxón es de síndrome entomófilo.

***Stenospermation* R: 1,4 A: 0,5 U: 0,5**

Presenta una equilibrada productividad polínica de un tipo polínico asociado a la vegetación (TA). Gómez (1983) afirma que la anemofilia es el principal mecanismo de polinización, en contraparte Ortiz et al. (2018) considera que es probable que el mecanismo de polinización sea entomófilo, específicamente, por coleópteros.

***Lippia* R: 1,4 A: 0 MBV: 0,5**

Taxón cuya productividad polínica está en equilibrio, aunque las variables V-P no se encuentren asociadas. La capacidad de dispersión es baja. Aldudo (1996) afirma que los síndromes de entomofilia son los principales mecanismos de transporte de polen en este taxón.

***Arachnothryx* R: 1,3 A: 0 MBV: 0,5**

El valor de productividad polínica está en equilibrio con respecto a los demás taxones, además, el taxón en mención corresponde a un TNA en donde su capacidad de dispersión es baja. Al respecto, Mendoza et al. (2004) señalan que, los síndromes de polinización que caracterizan a las especies de este género son bióticos como la ornitofilia, la quiropterofilia y la entomofilia,

puesto que; mariposas, polillas, abejas, moscas, colibríes y murciélagos son atraídos por la segregación del néctar.

***Oplismenus hirtellus* R: 1,2 A: 1**

Taxón herbáceo con productividad polínica en equilibrio que, representa un tipo polínico fuertemente asociado a la vegetación de bh-PM. La polinización es mayormente anemófila por lo que presentan caracteres típicos, como filamentos que se alargan rápidamente y alcanzan en unos minutos la longitud definitiva, disposición pendular de las anteras, producción elevada de polen, con granos pequeños y uniformes, y estigmas plumosos (León, 1987).

***Lasiacis* R: 1 A: 0,5**

Tipo polínico herbáceo cuya productividad polínica está en equilibrio. Corresponde a un tipo polínico asociado a la vegetación. García et al., (1985) reportan que este taxón y en general las monocotiledóneas presentan síndromes abióticos de anemofilia.

***Tillandsia* R: 1 A: 0,25**

Taxón herbáceo epífita de productividad polínica en equilibrio. La asociación P-V es de tipo subrepresentado. Reina et al. (2013) reportan que el sistema de polinización de *Tillandsia spp.*, es de síndrome biótico relacionados a la ornitofilia y entomofilia.

***Coffea arabica* R: 0,9 A: 0,25 U: 0,75**

Taxón arbustivo cuya productividad polínica está subrepresentada con relación a la composición total de la lluvia de polen. La asociación P-V es de tipo subrepresentado, para este taxón Jaramillo (2012) reportó que la polinización es realizada por entomofilia.

***Peperomia* R: 0,8 A: 0,25 U: 0,75**

Taxón herbáceo epífita de productividad polínica subrepresentada. La asociación P-V es de tipo subrepresentado. Vergara (2012); y de Figueiredo & Sazima (2007), sugieren que por la densa y reducida morfología de la inflorescencia en forma de espiga, las especies de este género podrían ser de polinización anemófila, en cambio (Samain, 2008), que la polinización de *Peperomia spp.* es de síndrome entomófilo.

***Piper* R: 0,6 A: 0,5 U: 0,5**

Taxón arbustivo cuya productividad polínica está subrepresentada, y, las variables P-V se encuentran asociadas (TA). Vargas & Vieira (2017) señalan que las especies tropicales de *Piper* presentan síndromes de entomofilia en las que, además, los fenómenos de autocompatibilidad e incompatibilidad están relacionadas al taxón, por lo cual es posible que presente mecanismos de anemofilia.

***Poaceae* R: 0,5 A: 0,33 O: 0,67 MBV: 2,52**

Taxón herbáceo de productividad polínica subrepresentada, y asociación P-V de tipo sobrerrepresentado (TOR), con moderada capacidad de dispersión. Según Ramírez (1989) el esparcimiento, bajo tamaño de las plantas y la abundancia de las gramíneas promueve el desarrollo de síndromes anemófilos. En cambio, Seres & Ramírez (2008) reportan que, este grupo de monocotiledóneas presentan síndrome zoófilo, principalmente por escarabajos, aves, abejas; y en menor proporción resultan anemófilas, aunque no es claro si ocurre una verdadera interacción que evidencie la dispersión de polen por síndromes de entomofilia (Nates, 2016).

***Oplismenus burmanni* R: 0,1 A: 0 MBV: 0,5**

Taxón herbáceo cuya productividad polínica está subrepresentada, no presenta asociación P-V, y su capacidad de dispersión es baja. León (1987) afirma que la polinización es mayormente

anemófila por lo que presentan caracteres típicos, como disposición pendular de las anteras, estigmas plumosos y producción elevada de pequeños granos de polen.

***Ficus* R: 0,1 A: 0,25 U: 0,75**

Taxón arbóreo cuya productividad polínica está subrepresentada y el tipo de asociación P-V es altamente subrepresentada. Harrison (2005); Ibarra (1991); Ibarra & Wendt (1992) y Janzen (1979) aseguran que los sistemas reproductivos de las plantas de este taxón son mutualistas obligados con las avispas Agaonidae, donde éstas requieren de las flores pistiladas del sicono para reproducirse, y a su vez, *Ficus spp.*, dependen de tal mutualismo para su polinización por entomofilia.

***Heliocarpus americanus* R: 0,1 A: 0,25 U: 0,75**

Taxón arbóreo de productividad polínica subrepresentada, y asociación P-V altamente subrepresentada. *H. americanus* presenta una serie de atributos florales que favorecen la polinización por insectos entre los cuales se destacan el tamaño reducido de las flores, el color amarillo atractivo para los insectos, el aroma y la presencia de abundante polen como recompensa floral, según lo reportado por Burbano & Arteaga (2014).

***Melinis* R: 0,05 A: 1**

Taxón herbáceo cuya productividad polínica está subrepresentada, y las variables P-V están fuertemente asociadas. León (1987) afirma que la polinización abiótica de síndrome anemófilo es altamente probable en este taxón.

Los taxones con representación en la vegetación proporcionan información acerca de sus características de productividad y dispersión polínica, las cuales conllevan a estimar la asociación palinoflorística que implica la tangibilidad de la relación polen-vegetación a partir de una

perspectiva holística que contempla los aspectos que integran tal fenómeno. A partir de esto, establecer el origen explicativo del comportamiento de la lluvia polínica se constituye como un límite para el presente estudio. Sin embargo, se sugiere que los procesos intervinientes en el fenómeno de la lluvia polínica pueden estar regulados por factores ajenos a las estrategias reproductivas de las plantas, puesto que, las diferentes capacidades de dispersión del polen, relativamente autóctono, no corresponden con el supuesto biológico sobre dichas estrategias o síndromes florales específicos de zoofilia y anemofilia que precisan Hidalgo et al. (2003); Muñoz & Arroyo (2006); y Fernández et al. (2019).

Acerca de la discordancia de la relación polen-vegetación dada por establecimiento de plantas en la zona de estudio cuya representatividad en el espectro polínico es nula Cortina & Martínez (2019) precisan que, estas plantas presentan síndromes de polinización biótica y determinadas características morfológicas relacionadas con la baja productividad polínica que se constituyen como dificultades para su dispersión y transporte en las masas de aire, dichas características hacen que sólo eventualmente se registren los elementos polínicos de los taxones no representados. Aun así, los procesos de emisión y dispersión del polen que se evidencian y se cuantifican mediante productividad, pueden exhibir un comportamiento en una escala ecológica estacional o interanual, y por ende, la sincronización de los ciclos de producción emisión dispersión y transporte del polen deben analizarse bajo la luz de la dinámica de la lluvia polínica que podría ofrecer una explicación de causa y efecto.

8.2. Dispersión de polen y esporas alóctonas (MBV)

Los elementos polínicos considerados como foráneos o alóctonos, por la ausencia de registro en la vegetación (Melief, 1985), fueron agrupados en tres categorías de acuerdo con los valores de la capacidad de dispersión calculada (Tabla 5).

Categoría I: MVB entre 0,5 y 1,4, baja capacidad de dispersión. El 68,8% de los tipos polínicos identificados como elementos foráneos de la lluvia polínica del bh-PM se encuentran en este rango de capacidad de dispersión correspondientes a 11 taxones entre los que se destacan *Amaranthus* y *Alternanthera*, los cuales se constituyen como los géneros mejor representados de Amaranthaceae en Colombia, puesto que, se encuentran distribuidas principalmente en la región andina en un amplio rango altitudinal (500-2500 msnm) (Andrade, 2018).

En estudios similares, *Alternanthera* se ha reportado como moderado productor de polen, por lo cual su dispersión podría estar sobrerrepresentada en ambientes de tierras bajas (García et al., 2015). Sin embargo, la dispersión de ambos taxones presenta un comportamiento de polen alóctono para esta formación de bosque húmedo. Por otra parte, *Magnolia caricaefragans* habita en bosques húmedos y muy húmedos de la Cordillera Oriental (Aguilar et al., 2018), y, de manera similar, *Podocarpus*, presenta dispersión anemófila facilitada por la morfología polínica con presencia de vesículas de aire, y, en zonas de bosque andino su productividad se encuentra altamente representada (Solano & Mercado, 2020) y por ende, su dispersión también (Castañeda, 2013).

La representación *Alnus acuminata* dentro de esta categoría sugiere que, la dispersión polínica puede establecerse a largas distancias, tal como lo reporta Rangel Ch. (2005) para la cordillera oriental; además, Nitiu (2009) asegura que este taxón presenta dispersión anemófila, por

lo cual, la dispersión desde larga distancias podría explicar su baja capacidad de dispersión. De manera similar, Aznar (2020) reporta que, la dispersión polínica de *Pinus patula* es de larga distancia y el establecimiento de las plantas productoras se presenta típicamente en vegetación de bosque andino en donde dicha dispersión es, también, facilitada por el viento y la morfología polínica que exhibe estructuras aéreas como sacos.

Los resultados, además, indican que, algunos elementos provenientes del bioma de Bosque Muy Húmedo Premontano (bmh-PM) entre los 3200 a 3265 msnm (Holdridge, 1976) como *Sisyrrinchium*, ostentan una baja capacidad de dispersión que está acorde a lo reportado por Castañeda (2013) para el sistema de páramos de Santa Isabel en la Cordillera Central, quien además sustenta que, esta baja productividad se debe al síndrome de polinización entomófilo. Sin embargo, relacionando esta información, se sugiere que la baja representatividad de este taxón, como elemento foráneo, puede estar dada por la lejanía de las plantas emisoras y la zona de vegetación estudiada independientemente de cuál sea el síndrome de polinización.

Del mismo modo, *Erythrina fusca* presenta un amplio rango de establecimiento además de caracterizarse por dispersar el polen mediante el síndrome de la ornitofilia (Stiles & Rangel, 2001), lo cual indica que la baja dispersión es posiblemente debida a tal estrategia reproductiva.

Pedicularis incurva y *Myrsine coriácea*, también son taxones altamente representados en zonas de páramo (Rangel, 2018) y en consecuencia constituyen tipos polínicos alóctonos para la vegetación local del bh-PM, para los cuales Ángel (2019) reporta que la dispersión de estos taxones corresponde a síndromes de entomofilia. De acuerdo con esto, el establecimiento de las plantas emisoras debe mediar un desplazamiento vertical de 1500 msnm, aproximadamente, por lo cual, el registro palinológico en sedimentos debe interpretarse cuidadosamente, puesto que, la contribución

de elementos foráneos al espectro polínico identificado en el bh-PM permitiría la diferenciación de la señal polínica de la vegetación regional.

Categoría II: MBV entre 1,4 y 4,6, moderada capacidad de dispersión. Entre los elementos polínicos identificados como foráneos, el 6,2% pertenece a este rango de dispersión moderada constituido únicamente por *Oryctanthus*. Según lo reportado por William et al. (2009), la capacidad de dispersión media de dicho taxón, aunado a su registro en biomas de bosque premontano, sugieren que, la dispersión corresponda a distancias cercanas al lugar de establecimiento de la formación vegetal.

Categoría III: MBV 4,6 y 13,8, alta capacidad de dispersión. A esta categoría pertenecen el 25% de los elementos foráneos identificados en el espectro polínico del bh-MP. Según Jaimes & Sarmiento (2002), *Lobelia* se reporta en zonas paramunas de la Cordillera Oriental colombiana, por lo cual, su alta capacidad de dispersión polínica indica que la dispersión es de lejanas distancias comprendidas por elevaciones de, aproximadamente, 1600 m por encima de las típicas formaciones de bh-PM.

Similarmente, Rangel-Ch (2015) reporta que, *Ipomoea* se establece en formaciones con fisionomía típica de pastizal. Por su parte, *Syzygium*, se caracteriza por presentar una amplia distribución dentro de los cinturones de vegetación andina (Vega et al., 2015), y por ende, su establecimiento en la vegetación puede estar en los alrededores del área estudiada. Sin embargo, Mancera & Sánchez (2019) señalan que dicho taxón presenta síndrome de polinización biótico relacionado con la entomofilia al igual que *Leucocarpus perfoliatus* taxón que, en Colombia se establece desde los 1420 msnm, aproximadamente, lo cual indica que los elementos polínicos pueden provenir, en algunos casos, por el transporte vertical de las plantas emisoras.

En un sentido amplio, los taxones foráneos correspondientes a la señal extralocal (regional) de la lluvia polínica presentan síndromes de polinización variados, por lo cual, establecer una causa que muestre patrones, con respecto a la capacidad de dispersión, es complejo. Sin embargo, se infiere que, el desplazamiento de elementos polínicos foráneos se efectúa desde cinturones de vegetación correspondientes a elevaciones superiores a la localización del área de estudio de bh-PM (1604-1680 msnm), es decir, el transporte del polen ocurre en sentido vertical desde zonas altas hasta sedimentarse en zonas relativamente bajas.

8.3. La estructura vegetal en el espectro polínico

El ACS mostró la dependencia de las variables Taxón y Biotipo Vegetal, mediante la distancia de Chi cuadrado, el cual arrojó una solución biplot en donde la dimensión de mayor importancia se construyó a partir de una combinación lineal de las variables que permitió la agrupación palinoflorística por familias y Biotipos Vegetales predominantes del bh-PM.

La significancia de la prueba de chi cuadrado sugirió el rechazo de la hipótesis nula, por consiguiente la dependencia palinoflorística está expresada por los taxones correspondientes a por lo menos un Biotipo Vegetal (Figura 10).

El Biotipo hierba agrupó una mayor cantidad de categorías taxonómicas de la palinoflorística del bh-PM, de modo que, Poaceae, Asteraceae, y Rubiaceae son las familias con biotipo herbáceo más importantes en los agrupamientos, en términos de aporte al espectro polínico. De manera que, el estrato herbáceo como una consecuencia del establecimiento de tipos fisionómicos o Biotipos Vegetales constituye un aspecto estructural que muestra un patrón de agrupamiento de mayor importancia en la contribución de la lluvia polínica local. Además, el análisis del AC indicó que los grupos palinoflorísticos están delimitados en cuanto a la ocupación de un único Biotipo

Vegetal, a excepción de Piperaceae, Rubiaceae, y Asteraceae cuyo posicionamiento, en el mapa biplot (Figura 10), es cercano a la categoría en la que presentan mayores valores de aporte polínico, a su vez, Araceae, Bromeliaceae y Polypodiaceae son taxones agrupados en el Biotipo herbáceo en donde los valores de aporte polínico son moderadamente cercanos, es decir, los taxones que constituyen el estrato herbáceo del bh-PM aportan polen en cantidades similares.

En cuanto al Biotipo arbusto los taxones constituyentes fueron Piperaceae, Poaceae, Rubiaceae, Verbenaceae, Meliaceae, Rosaceae, Asteraceae, Santalaceae, Hypericaceae, Polypodiaceae, Clusiaceae, Araliaceae, Siparunaceae, y Chloranthaceae y los valores correspondientes a los aportes a la señal polínica local se muestran ligeramente diferentes (Tabla 8). Similarmente, el Biotipo árbol que agrupa a los taxones Malvaceae, Moraceae, Piperaceae, Rubiaceae, Verbenaceae, Meliaceae, Clusiaceae, Araliaceae, y Siparunaceae presenta contribuciones provenientes de cada taxón cuyos valores son considerablemente diferentes entre sí, lo cual está indicado por la inercia de la categoría (Tabla 8). En tanto que, el Biotipo liana constituido por Rosaceae y Asteraceae presentó contribuciones provenientes de dichos taxones muy diferentes entre sí, por lo cual, el espectro polínico indicado por este Biotipo presenta heterogéneas cantidades de aporte polínico.

En síntesis, el estrato herbáceo representado por el Biotipo hierba contribuye en mayor medida al establecimiento de la señal polínica local, en términos de abundancia, pero el estrato arbóreo representado por el Biotipo árbol conforma el rasgo estructural que más contribuye a la señal polínica local en términos de riqueza; además, el periodo lluvioso abarcó la temporada de mayor afluencia polínica (Figura 7) en la señal local y extralocal.

La señal polínica extralocal en el periodo lluvioso también representó la mayor afluencia de polen foráneo; sin embargo, de acuerdo con los taxones cuyo aporte fue >1% dicha señal, se conforma

por una representatividad de taxones menor que la que aporta el espectro polínico local, por lo cual la riqueza de elementos foráneos es menor.

9. Conclusiones

La lluvia polínica exhibió una marcada diferenciación de frecuencias y composición de riqueza entre la señal local y la señal extralocal en donde la señal local se conformó por 30 taxones que aportaron el 58% de tipos polínicos autóctonos, y la señal polínica extralocal se compuso por 16 taxones que aportaron el 42% de los elementos polínicos clasificados como alóctonos predominantes durante el período lluvioso.

La simultaneidad de los registros palinoflorísticos determinaron la relación polen-vegetación como producto de asociaciones intraespecíficas de la comunidad de bosque húmedo premontano. El 70% de los taxones de la señal polínica local ostentaron algún grado de asociación con la vegetación en la que se distinguieron asociaciones fuertes o perfectas $A=1$ (10%); asociaciones moderadas $A=0.5$ (16,7%); asociaciones débiles $A<0,5$ (43,3%); y la inexistencia de asociaciones $A=0$ (30%).

Los valores de dispersión polínica mostraron que, las plantas son capaces de dispersar su polen de manera independiente de los síndromes y estrategias reproductivas tal como lo exhibió el registro de polen localizado por fuera de las parcelas de levantamiento palinoflorístico, de modo que, la dispersión es un atributo susceptible de cuantificarse en elementos polínicos relativamente foráneos.

La productividad polínica varió acorde con la importancia de los taxones en la vegetación; por lo cual, los taxones más productivos (*Siparuna*, *Anthurium nymphaefolium*, *Phoradendron*,

Hedyosmum translucidum, *Vismia baccifera*, *Oreopanax*, *Psychotria*, *Mikania*, *Rubus*, *Polypodium*, y *Trichilia*) exhibieron los valores de IVI más bajos dentro de las observaciones. En consecuencia, los tipos polínicos subrepresentados (*Melinis*, *Heliocarpus americanus*, *Ficus*, *Oplismenus burmanni*, Poaceae, *Piper*, *Peperomia* y *Coffea arabica*) se encuentran altamente representados en la vegetación. De manera que, los taxones con representación equilibrada de productividad polínica (*Clusia inesiana*, *Cinchona*, *Racinaea tetrantha*, *Ageratina*, *Baccharis*, *Lippia*, *Stenospermation*, *Arachnothryx*, *Oplismenus hirtellus*, *Tillandsia* y *Lasiacis*) y los valores de importancia en la vegetación presentaron intervalos cercanos, aunque menores a la representatividad polínica.

Estructuralmente, el polen se agrupó por biotipos vegetales correspondientes a su fisionomía en la vegetación, destacándose que el orden de importancia estructural de la contribución al espectro polínico aumentó desde el estrato herbáceo hasta las formas lianoides asociadas al estrato arbóreo.

8. Bibliografía

Aguilar-Cano, J., Mendoza-Cifuentes, H., & Ayala-Joya, M. (2018). Dos nuevas especies de árboles molinillo (Magnolia: Magnoliaceae) de la Serranía de los Yariguíes, departamento de Santander, Colombia. *Biota colombiana*, 19, 29-44.

Aldudo, P. (1996). Estudio e influencia de la fertilización y época de siega, en la mejora del cultivo, de plantas selectas, de *Origanum vulgare* L. Universidad Complutense de Madrid. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria. Madrid.

Andrade, M. (2018). Estudio preliminar de las plantas que usan las aves nectarívoras para su alimentación en tres áreas verdes de Bogotá. Universidad Distrital Francisco Jose de Caldas. Proyecto Curricular de Licenciatura En Biología, 121.

Ángel, S. L. (2019). Relación funcional asociada al transporte de polen por sírfidos en tres coberturas vegetales de Bogotá DC. *Sustainability (Switzerland)*, 11(1), 1–14.

Arboleda, D. (2018). Reconstrucción de la vegetación, clima y ambiente sedimentario en el norte de la cordillera Oriental de Colombia durante el Holoceno, a partir de un análisis multi-proxy. Universidad Nacional de Colombia-Sede Medellín. Tesis de Grado (Maestría).

Aznar Martínez, F. A. (2020). Análisis del comportamiento de las concentraciones de polen de Pinus en el bioaerosol atmosférico de la ciudad de Cartagena, España (1993-2018).

Baño, F. (1986). Clave Determinativa Genérica De Pólenes Tricolpados. *Anales de Biología*, 9(9), 3–20.

Barboni, D., & Bonnefille, R. (2001). Precipitation signal in pollen rain from tropical forests, South India. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 114(3-4), 239-258.

Bello, A., González, F., & Romero de Pérez, G. (2002). Morfología del androceo, tapete y ultraestructura del polen de Siparuna aspera. In *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* (Vol. 26, Issue 99, pp. 155–167).

Belmonte, J., Pérez i Obiol, R., & Roure Nolla, J. (1986). Claves para la determinación de los pólenes de las principales especies melíferas de la Península Ibérica. *Orsis, Organismes i Sistemes: Revista de Botànica, Zoologia i Ecologia*, 54(2), 27–54.

Burbano, T. C. L., & Arteaga, K. E. B. (2014). Biología reproductiva del balso blanco (*Heliocarpus americanus* L.). *Boletín Científico Centro De Museos De Historia Natural*, 18(2), 28-45.

Burry, L. S. (2002). Dispersión del polen actual en el sur de Chubut. Tesis de doctorado, Universidad de La Plata, La Plata. 155 p.

Bush, M. B. (1992). A simple yet efficient pollen trap for use in vegetation studies. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 275–276. <https://doi.org/10.2307/3235691>.

Bush, M. B., Moreno, E., De Oliveira, P. E., Asanzas, E., & Colinvaux, P. A. (2001). The influence of biogeographic and ecological heterogeneity on Amazonian pollen spectra. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 729-743.

Canudo, J. I. (2002). Polen y esporas. In E. Molina (Ed.), *Micropaleontología*. Colección Textos Docentes.

Cañellas, N., Rull, V., Vigo, J., & Mercadé, A. (2009). Cañellas-Boltà, N., Modern pollen-vegetation relationships along an altitudinal transect in the central Pyrenees (southwestern Europe). *The Holocene*, 19(8): 1185-1200.

Carrión García, J. S., & Díez Dapena, M. J. (2004). Origen y evolución de la vegetación mediterránea en Andalucía a través del registro fósil. El monte mediterráneo en Andalucía.

Castañeda, I. (2013). Paleoecología de Alta Resolución del Holoceno (11000 años), en el Páramo de Belmira, Antioquia (Colombia). Universidad Nacional de Colombia-Sede Medellín. Tesis de Grado (Maestría), pp.131.

Chamorro F; Nates-Parra G; & Kondo T. (2013). Recurso melífero de bosques de roble en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*. 2013; 39(1):161-70.

Chang-Martínez, L., & Domínguez-Vázquez, G. (2013). Distribución espacial del polen en un gradiente altitudinal en Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(3), 876–883. <https://doi.org/10.7550/rmb.32417>

Chao, A. & Jost, L. (2012). Rarefacción y extrapolación basadas en la cobertura: estandarización de las muestras por integridad en lugar de por tamaño. *Ecología*, 93 (12), 2533-2547.

Chao, A. (1984). Estimación no paramétrica del número de clases en una población. *Revista escandinava de estadísticas*, 265-270.

Chase, M.W., Christenhusz, M.J.M., Fay, M.F., Byng, J.W., Judd, W.S., Soltis, D.E. & Stevens, P.F. (2016). Una actualización de la clasificación del Grupo de filogenia de angiospermas para los órdenes y familias de plantas con flores: APG IV. *Revista botánica de la Sociedad Linneana*, 181 (1), 1-20.

Collao-Alvarado, K., Maldonado, A., González, L., Sandoval, A., De Porras, M. E., Zamora, A., & Arancio, G. (2015). Estudio de la relación polen-vegetación actual en el Norte de Chile, en el transecto Pozo Almonte-Salar de Huasco (20°15'S/69°06'O). *Gayana. Botánica*, 72(1), 125-136.

Conserva, M. E., & Byrne, R. (2002). Late Holocene vegetation change in the Sierra Madre Oriental of central Mexico. *Quaternary Research*, 58(2), 122-129.

Cortina Borrero, C. M., & Martínez Sierra, K. P. (2019). Determinación de la composición polínica del aire en el Centro Histórico de la ciudad de Barranquilla (Doctoral dissertation, Universidad de la Costa).

Cronquist, A. (1981). An integrated system of classification of flowering plants. - New York: Columbia University Press.

Dalmaú, J. M. P. (1961). *Polen: estructura y características de los granos de polen, precisiones morfológicas sobre el polen de especies recolectadas en el NE de España: Polinización y aeropalinología*. Talleres graficos.

Davis B.D. (1963). On the theory of pollen analysis. *Rev: America Journal of Science*. Vol 261, 897 – 912.

de Figueiredo, R. A. & M. Sazima. (2007). Phenology and pollination biology of eight *Peperomia* species (Piperaceae) in semideciduous forests in Southeastern Brazil. *Plant Biology* 9(1): 136-141.

Domínguez-Vázquez, G., G. A. Islebe & Villanueva, R. (2004). Modern pollen rain from the Lacandon Forest, Chiapas, Mexico. *Review of Paleobotany and Palynology* 131:105-116.

Driessen, M. & Derksen, J. (1989). La principal especie de polen alergénico y aerotransportado en los Países Bajos. *Aerobiologia*, 5 (2), 87.

Equipo RStudio (2021). RStudio: Desarrollo integrado para R. RStudio, PBC, Boston, MA
URL <http://www.rstudio.com/>.

Erdtman, G. & A. Vishnu-Mittre. (1956). On terminology in pollen and spore morphology. *The Paleobotanist*. 5: 109-111.

Erdtman, G. (1957). Pollen and spore morphology/plant taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta (illustrations).(An introduction to palynology. II.). Pollen and spore morphology/plant taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta (illustrations).(An introduction to palynology. II.).

Erdtman, G. (1971). Notas sobre la resistencia y estratificación de la exina. En *Sporopollenin* (págs. 248-255). Prensa académica.

Escarraga, D., Torrescano, N., & Islebe, G. (2014). Análisis de la relación vegetación-lluvia de polen actual de las comunidades vegetales en el noroeste de la península de Yucatán, México. *Polibotánica*, 38, 27–52.

Faegri, K., & Van der Pijl, L. (1979). A short history of the study of pollination ecology. *The Principles of pollination ecology*, 1-77.

Felde, V., Peglar, S., Bjune, A., Grytnes, J., & Birks, H. (2009). Felde, V.A., Peglar, S.M., Bjune, Modern pollen-plant richness and diversity relationships exist along a vegetational gradient in southern Norway. *The Holocene* , 26(2): 163-175.

Fernández Murillo, M. D. P., Cuevas, J. G., & Maldonado, A. (2019). Análisis de la lluvia polínica actual en un gradiente altitudinal en los Andes de Chile Central (33° S). *Gayana. Botánica*, 76(2), 220-236.

Fonnegra, R. (2005). Introducción a la palinología: Métodos de estudio palinológico. *Universidad de Antioquia. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales* , (9): 220.

Franklin, S. B., & Tolonen, M. (2000). Temporally-explicit models of fire and forest. *Plant Ecology*, 146(2), 145–168. <https://doi.org/10.1023/A:1009891610140>

García, E. (2010). Dinámica paleoambiental durante los últimos lacustre de El Cañizar
Paleoenvironmental Dynamics During The Last 135 . 000 Years At The Upper Jiloca Basin Area :
The Lacustrine Record Of “ El Cañizar ” Eduardo García-Prieto Fronce.

García, E. E., Capote, R. P., Herrera, P., & Surlí, M. (1985). La vegetación del Sur de Isla de la Juventud. *Revista Del Jardín Botánico Nacional*, 6(2), 79–94. <https://www.jstor.org/stable/42596799>

García, M. (2011). Flora palinológica de los humedales de los departamentos de Córdoba y Cesar (caribe colombiano) y sus implicaciones en las reconstrucciones paleoecológicas. 211.

García-M., Y., Cortés-Castillo, D. V., & Orlando Rangel-Ch., J. (2015). Lluvia de polen del sedimento superficial en ciénagas continentales de los departamentos del Cesar y Córdoba (Colombia). *Caldasia*, 37(1), 143–167. <https://doi.org/10.15446/caldasia/v37n1.50813>

García-M., Y., Orlando Rangel-Ch, J., & Fernández, D. (2011). Palynological flora of the wetland from the aquatic, swamp and floodplain vegetation of the Córdoba and Cesar departments (Colombian Caribbean). *Caldasia*, 33(2), 573–618.
http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0366-52322011000200016

Giraldo-Giraldo, M. J., Velásquez-Ruiz, C. A., & Pardo-Trujillo, A. (2018). Late-Holocene pollen-based paleoenvironmental reconstruction of the El Triunfo wetland, Los Nevados National Park (Central Cordillera of Colombia). *Holocene*, 28(2), 183–194.
<https://doi.org/10.1177/0959683617721330>

Gómez, A.P. (1983). A revision of Stenospermation (Araceae) in Central America. Thesis of Master of Science. Saint Louis University. Saint Louis.

Gómez-Casero, M., Hidalgo, P., García-Mozo, H., Domínguez, E., & Galán, C. (2004). Pollen biology in four Mediterranean Quercus species. *Grana*, 43(1): 22-30.

Grabandt, R. A. J. & J. Nieuwland. (1985). Pollen rain in relation to paramo vegetation in the Colombian Cordillera Oriental. *El Cuaternario de Colombia*, 11: 110 pp.

Grabandt, R. A. J. (1980). Pollen rain in relation to arboreal colombian cordillera oriental vegetation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 29, 65–147.

Günter, S., Stimm, B., Cabrera, M., Díaz, M., Lojan, M., Ordoñez, E. & Weber, M. (2008). Tree phenology in montane forest of southern Ecuador can be explained by precipitation, radiation and photoperiodic control. *Journal of Tropical Ecology*, 21:247-258.

Halbritter, H., Ulrich, S., Grímsson, F., Weber, M., Zetter, R., Hesse, M. & Frosch-Radivo, A. (2018). *Terminología ilustrada sobre polen*.

Harrison R.D. 2005. Figs and the diversity of tropical rainforests. *Bioscience* 55:1053–1064.

Haselhorst, D.S., Moreno, J.E. & Punyasena, S.W. (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.

Hesse, M., Habritter, H., Zetter, R., Weber, M., Buchne, R., Frosch-Radivo, A., & Ulrich, S. (2009). *Pollen terminology-An illustrated handbook*. Wien: Springer. 261p.

Hidalgo, M. I., Recio, M., & Cabezudo, B. (1996). Produccion de polen en un matorral del Sur de Espana. *Acta Botanica Malacitana*, 21, 49–55. <https://doi.org/10.24310/abm.v21i0.8667>

Hidalgo, P., Galán, C., & Domínguez, E. (2003). Male phenology of three species of *Cupressus*: correlation with airborne pollen. *Trees*, 17(4): 336-344.

Holdridge, L. R. (1967). Life zone ecology. Life zone ecology., (rev. ed.).

Hooghiemstra, H. (1989). Quaternary and upper-pliocene glaciations and forest development in the tropical andes: Evidence from a long high-resolution pollen record from the sedimentary basin of Bogotá, Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72(C), 11–26. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(89\)90129-6](https://doi.org/10.1016/0031-0182(89)90129-6)

Hooghiemstra, H., & van der Hammen, T. (1993). Late quaternary vegetation history and paleoecology of Laguna Pedro Palo (subandean forest belt, Eastern Cordillera, Colombia). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 77(3–4), 235–262. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90006-G](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90006-G)

Ibarra–Manríquez G. (1991). *Ficus* (Moraceae): un género interesante para estudios en ecología y sistemática tropical. *Ciencia* 42:283–293.

Ibarra–Manríquez G. y Wendt T.L. (1992). El género *Ficus*, subgénero *Pharmacosycea* (Moraceae) en Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 52:3–29.

IBM Corp. (2017). IBM SPSS Statistics para Windows, versión 25.0. Armonk, Nueva York: IBM Corp.

Islebe, G. (1999). La paleoecología: bases y su aplicación. *Foresta Veracruzana*, 1(2), 47–50.

Islebe, G. A., Villanueva-Gutiérrez, R., & Sánchez-Sánchez, O. (2001). Relación lluvia de polen-vegetación en selvas de Quintana Roo. *Botanical Sciences*, (69), 31-38.

Jackson, S. T., & Williams, J. W. (2004). Modern analogues in quaternary paleoecology: here today gone yesterday gone tomorrow? *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* , 32: 495-537.

Jaimes, V. & Sarmiento. L. (2002). Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la cordillera oriental de Colombia. *Ecotropicos* 15: 61-74.

Jantz, N., Homeier, J., León-Yáñez, S., Moscoso, A., & 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. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2013.01.011>

Janzen D.H. (1979). How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:13–51.

Jaramillo Delgado, A. (2012.). Efecto de las abejas silvestres en la polinización del café (*coffea arabica*: rubiaceae) en tres sistemas de producción en el departamento de Antioquia/effect of wild bees on the pollination of coffee (*coffea arabica*: rubiaceae) in three production systems in the province of Antioquia.

Kuentz, A., De Mera, A. G., Ledru, M. P., & Thouret, J. C. (2007). Phytogeographical data and modern pollen rain of the puna belt in southern Peru (Nevado Coropuna, Western Cordillera). *Journal of Biogeography*, 34(10), 1762–1776. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01728.x>

Lagos, D. (2017). Estudio de calibración polen-vegetación del Parque Nacional Laguna del Laja (Chile central). Lagos, D.G. 2017. Estudio de calibración polen-vegetación del Parque Tesis para optar al Título de Profesor de Ciencias Naturales y Biología. Escuela de Educación, Universidad de Concepción. Los Ángeles, 58 pp.

Lain, C.S. (2004). Glosario de términos palinológicos. *Lázaro*, 25, 93-112.

Latorre, F. (1999). El polen atmosférico como indicador de la vegetación y de su fenología floral. [Universidad de Buenos Aires]. http://digital.bl.fcen.uba.ar/download/tesis/tesis_n3212_Latorre.pdf

Latorre, F., & Bianchi, M. M. (1997). Relación entre aeropolen y vegetación arbórea en Mar del Plata (Argentina).

León, J. (1987). Botánica de los cultivos tropicales. Inst. Interamericano de Cooperación para la Agricultura. 1-445. Nicora, E. 1987. Los géneros de Gramíneas de América Austral. Ed. Hemisferio Sur.

León, M., Ramírez, E., Martínez, A., Martínez, E., Zárate, M., Vasquez, B., & Valiente, A. (2019). Lluvia polínica en la selva baja caducifolia del cerro El Picante, San José Tilapa, Puebla, valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 113–119. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532010000400006&lng=es&nrm=iso&tlng=es

Leonhardt, A., & Lorscheitter, M. L. (2010). Pólen de Magnoliopsida (Asteridae) e Liliopsida do perfil sedimentar de uma turfeira em São Francisco de Paula, Planalto Leste do Rio

Grande do Sul, Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botanica*, 33(3), 381–392.
<https://doi.org/10.1590/s0100-84042010000300002>

Mancera, D. A., & Sánchez, S. A. (2019). Propuesta: apicultura como estrategia de gestión del servicio ecosistémico de polinización en dos fincas apícolas en los municipios de Guasca y Guatavita, Cundinamarca. 96. <http://hdl.handle.net/20.500.12495/2098>.

Mancini, M. V. (1993). Recent pollen spectra from forest and steppe of South Argentina: a comparison with vegetation and climate data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 77(1–2), 129–142. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(93\)90061-X](https://doi.org/10.1016/0034-6667(93)90061-X).

Markgraf, V., Webb, R. S., Anderson, K. H., & Anderson, L. (2002). Modern pollen/climate calibration for southern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 181(4), 375–397. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(01\)00414-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(01)00414-X)

Medina, E. (2013). Contribuciones científicas de Volkmar Vareschi a la Ecología Vegetal. *Recorriendo El Paisaje Vegetal de Venezuela, Homenaje a Volkmar Vareschi*, 43.

Melief A. B. M; Cleef AM & Schulte Fishedick C.M. (1985). A Comparison of the pollen rain and the vegetation cover along a transect in the Sumapaz area. En: Melief Abm, ed. *Late Quaternary paleoecology of the Parque Nacional Natural los Nevados (Cordillera Central) and Sumapaz (Cordillera Oriental) areas, Colombia*, vol. Ph.D. Amsterdam: University of Amsterdam. p. 162.

Meltsov, V., Poska, A., Odgaard, B., Sammul, M., & Kull, T. (2011). Palynological richness and pollen sample evenness in relation to local floristic diversity in southern Estonia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 166(3): 344-351.

Mendoza, H., Ramirez, B., & Jimenez, L. (2004). Rubiaceae de Colombia. Mayo, 31-35. https://www.researchgate.net/publication/297978528_Rubiacea_de_Colombia_Guia_ilustrada_de_generos

Mercado-Gómez, J. D., Jiménez-Bulla, L. C., & Sánchez-Montaña, L. R. (2013). Familias hypericaceae, lamiaceae, lobeliaceae, polygonaceae, rhamnaceae, rosaceae, rubiaceae, scrophulariaceae y solanaceae pollen of magnoliopsida in el volcán (Pamplona, Colombia) II. *Caldasia*, 35(2), 409–427.

Montoya, P. M. (2011). Uso de recursos florales poliníferos por *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) en apiarios de la Sabana de Bogotá y alrededores (Tesis de Maestría). Bogotá: Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia; 2011. 66 p.

Moore, P., Webb, J., & Collinson, M. (1991). *Pollen analysis*. Oxford: Blackwell Scientific.

Morales, J. F., & Idárraga, A. (2009). Una nueva especie y notas misceláneas en el género *Oreopanax* (Araliaceae) en centro américa. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 117-121.

Muñoz, A., & Arroyo, M. (2006). Pollen limitation and spatial variation of reproductive success in the insect-pollinated shrub *Chuquiraga oppositifolia* (Asteraceae) in the Chilean Andes. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 38(4): 608-613.

Nates-Parra, G. (2016). Inicativas Internacionales De Polinizadores: abejas ICPA. In G. Nates Parra (Ed.), *Iniciativa Colombiana de Polinizadores Capítulo Abejas ICPA*.

Nitiu, D. S. (2009). Estudio del polen atmosférico y su relación con la vegetación local. La Plata, Argentina. *Acta botánica malacitana*, 34, 189-199.

Ormeño Luna, J., & Barrera Lozano, M. (2015). Valoración polínica obtenida por *Apis mellifera* L. en colmenares del huallaga central-San Martín.

Ortiz, O.O; Croata, TB & Baldini, R.M (2018). Estado actual de la diversidad de especies de aroides en Panamá, incluyendo nuevos registros para el país. *Webbia* , 73 (1), 141-153.

Osorio, Á., & Quiroz, D. (2009). Lluvia de polen de la ciudad de Oaxaca, México. *Polibotánica*, 28, 161–190.

Oswald, W., Brubaker, L., Hu, F., & Gavin, D. (2003). Oswald, W.W., Brubaker, L.B., Pollen vegetation calibration for tundra communities in the Arctic Foothills, northern Alaska. *Journal of Ecology*, 91(6): 1022-1033.

Paez, M. M., Villagran, C., & Carrillo, R. (1994). Modelo de la dispersión polínica actual en la región templada chileno-argentina de Sudamérica y su relación con el clima y la vegetación. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67, 417–433.

Poveda, C. (2019). Análisis de la correspondencia de rasgos morfológicos pico colibrí - longitud floral en la ladera noroccidental del volcán Pichincha. *Sustainability (Switzerland)*, 11(1), 1–14.

Puentes, D. A., de Armas, J. H., & Almirall, A. L. (1993). Fenología y estructura floral de *Trichilia havanensis* Jacq.(Meliaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 862-869.

Punt, W., Hoen, PP, Blackmore, S., Nilsson, S. y Le Thomas, A. (2007). Glosario de terminología de polen y esporas. *Revisión de paleobotánica y palinología* , 143 (1-2), 1-81.

Ramírez, J. A., Parra, J. A., & Aldana, A. A. (2017). Análisis de técnicas de recuento de Microorganismos. *Mente Joven*, 6, 01-08.

Ramirez, N. (1989). Biología de Polinización en una Comunidad Arbustiva Tropical de la Alta Guayana Venezolana. *Biotropica*, 21(4), 319. <https://doi.org/10.2307/2388282>

Rangel Ch., J. O. (2005). Lluvia de polen en el páramo del Tatamá. *Studies on Tropical Andean Ecosystems*, 6(February 2005), 689–709.

Rangel, O. (2018). Colombia Diversidad Biótica XV: Los bosques de robles (Fagaceae) en Colombia. Composición florística, estructura, diversidad y conservación. Universidad Nacional de Colombia.

Rangel-Ch, J. O. (2015). La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(151), 176-200.

Rangel-Ch, O., & Lozano-C, G. (1986). Un perfil de vegetación entre La Plata (Huila) y el volcán del Puracé. *Caldasia*, 503-547.

Reina-Ávila, D., Riaño-Jiménez, D., Aguilar, L., & Cure, J. (2013). Visitantes Florales (Arthropoda: Insecta) En Zona De Sub-Páramo En Los Cerros Orientales De La Sabana De Bogotá, Colombia. *Revista de Entomología Mexicana*, 12, 599-604.

Ritchie, J.C. (1995) Current trends in studies of long-term plant community dynamics. *New Phytol* 130:469–494.

Rivas Martínez, S. (1976). De plantis hispanae notulae systematicae, chronologicae et ecologicae, II.

Roubik, D. W., & Hanson, P. E. (2004). *Abejas de orquídeas de la América tropical: Biología y guía de campo*. Editorial INBio.

Roubik, D. W., & Moreno P, J. E. (1991). Pollen and spores of Barro Colorado Island [Panama]. *Pollen and spores of Barro Colorado Island [Panama]*., 36.

Rubinstein, C. V., Vargas, M. C., de la Parra, F., Hughes, G. M. G., & Solano, C. C. (2019). Lower Ordovician (late Tremadocian?- Floian) palynomorphs from the Llanos Basin, Colombia:

Biostratigraphic and paleogeographic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 268, 43–54. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.06.008>

Rueda, M. A., & Velásquez, C. A. (2018). Dinámica del clima y vegetación en el Páramo de Berlín (Complejo Santurbán), norte de la Cordillera Oriental de Colombia, durante el período Tardiglacial (Universidad Nacional de Colombia). Retrieved from <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/78090>

Rull, V. (2006). A high mountain pollen-altitude calibration set for palaeoclimatic use in the tropical Andes. *The Holocene*, 1, 105–117.

Samain, M. S. (2008). Tackling Pandora's Box. Order out of chaos in the giant genus *Peperomia* (Pieraceae). Tesis de Doctorado, Ghent University, Gante, Bélgica.

Sánchez, L. R., Gélviz, S. M., & Ortega, F. S. (2007). Plantas con flores de la reserva el Volcán, vereda Alto Grande Pamplona, Norte de Santander. *Bistua: Revista de la Facultad de Ciencias Básicas*, 5(1), 27-34.

Santos, R. R. (2018). Levantamento de visitantes florais do Parque Municipal Dr. Petrônio Chaves no município de Ituiutaba-MG.

Sarache, S. (2019). Variación de los rasgos reproductivos en dos comunidades de plantas ubicadas en parcelas con distintos niveles de cobertura vegetal, en el Bosque Seco Tropical colombiano. Bogotá : Universidad Distrital Francisco José de Caldas.

Schwerdtfeger, M., G. Gerlach & R. Kaiser. (2002.) Anthecology in the Neotropical genus *Anthurium* (Araceae): a preliminary report. *Selbyana* 23: 258-267.

Seres, A., & Ramírez, N. (2008). Biología Floral y Polinización de Algunas Monocotiledoneas de un Bosque Nublado Venezolano Author (s): Alberto Seres and Nelson

Ramirez Source : Annals of the Missouri Botanical Garden , Vol . 82 , No . 1 , (1995), pp . 61-81

Published by : Missouri B. Garden, 82(1), 61–81.

Shang, X., Li, X. Q., An, Z. S., Ji, M., & Zhang, H. Bin. (2009). Modern pollen rain in the Lake Qinghai basin, China. *Science in China, Series D: Earth Sciences*, 52(10), 1510–1519. <https://doi.org/10.1007/s11430-009-0150-8>

Silva, C. I., Maia-Silva, C., Santos, F. A. R., & Bauermann, S. G. (2012). O uso da palinologia como ferramenta em estudos sobre ecologia e conservação de polinizadores no Brasil. Imperatriz-Fonseca, VL; Canhos, DAL; alves, DA & saraiva, AM (Org.). Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais. 1ed. São Paulo: EDUSP, 1, 369-384.

Sofiev, M., Siljamo, P., Ranta, H., Linkosalo, T., Jaeger, S., Rasmussen, A., Rantio-Lehtimäki, A., Severova, E., & Kukkonen, J. (2013). A numerical model of birch pollen emission and dispersion in the atmosphere. Description of the emission module. *International Journal of Biometeorology*, 57(1), 45–58. <https://doi.org/10.1007/s00484-012-0532-z>

Solano, C. C., & Mercado, J. (2020). Análisis de la lluvia de polen en un fragmento de bosque subandino en Colombia. *Rodriguesia*, 71(January). <https://doi.org/10.1590/2175-7860202071015>

Sosa, M., & Salgado, C. (2016). Valor taxonómico del polen en Scrophulariaceae sensu lato. 1981, 299–322.

Stafleu, F.A. (1967). Palinología, nomenclatura y terminología. *Revisión de Paleobotánica y Palinología*, 3 (1-4), 15-26.

Stiles, G., & Rangel-Ch, O. (2001). Interacción planta-colibrí en Amacayacu (Amazonas, Colombia): una perspectiva palinológica. *Caldasia*, 23(1), 301–322.

Sugita, S., Hicks, S., & Sormunen, H. (2010). Sugita, S., Hicks, Absolute pollen productivity and pollen–vegetation relationships in northern Finland. *Journal of Quaternary*, 25(5): 724-736.

Tobar-L., D., Rangel-Ch, J. O., & Andrade, M. G. (2001). Las cargas polínicas en las mariposas (Lepidoptera: Rophalocera) de la parte alta de la cuenca del río Roble-Quindío-Colombia. *Caldasia*, 23(2), 549–557.

Todzia, C. 1993. Chloranthaceae. Flowering Plants – Dicotyledons. Springer-Verlag Berlin Heidelberg; pp. 281-287.

Torres, C., & Galetto, L. (2008). Importancia de los polinizadores en la reproducción de Asteraceae de Argentina central. *Acta Botánica Venezuelica*.

Torres, G. R. (2017). Patrones de Transporte y depósito polínico de especies trazadoras del Bosque Montano de Yungas: Implicancias paleoambientales durante el cuaternario del Noroeste argentino.

Trivi de Mandri, M. E., Burry, L. S., & D'Antoni, H. L. (2006). Dispersión-depositación del polen actual en Tierra del Fuego, Argentina. *Revista mexicana de biodiversidad*, 77(1), 89-95.

Unidad Administrativa Especial de Sistema de Parques Nacionales Naturales de Colombia, UAESPNN & Corporación Autónoma Regional de La Frontera Nororiental, CORPONOR. (2005). *Parque Regional Natural Sisavita: documento de declaratoria*.

Urrego, L. E., Bernal, G., & Polanía, J. (2009). Comparison of pollen distribution patterns in surface sediments of a Colombian Caribbean mangrove with geomorphology and vegetation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 156(3–4), 358–375. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2009.04.004>

Vargas-Rojas, D.L & Vieira, M.F. (2017). Sex expression, breeding system and pollinators of *Piper caldense* (Piperaceae) in the Brazilian Atlantic forest. *Acta biol. Colomb.* 2017;22(3):370-378. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v22n3.61556>.

Vega, R. R., Berrio, C. E., Cruz, A. S., & Ramos, H. S. (2015). Catalogo de epifitas vasculares del sector el silencio (Parque Nacional Natural Paramillo) y zona amortiguadora, Cordoba, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 20(3), 167-179.

Velásquez, C., & Rangel-ch, O. (1995). Atlas palinológico de la flora vascular del Páramo I. Las familias más ricas en especies. *Caldasia*, 17(82–85), 509–568.

Velásquez-R., C. A., & Hooghiemstra, H. (2013). Pollen-based 17-kyr forest dynamics and climate change from the Western Cordillera of Colombia; no-analogue associations and temporarily lost biomes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 194, 38–49. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2013.03.001>

Vergara-Rodríguez, D. (2012). Diversidad Y Distribución De Las Especies Del Género *Peperomia* (Piperaceae) En El Estado De Veracruz.

Walter, H. (1981). *Allgemeine Geobotanik*. Ulmer Verlag.

Weng, C., Bush, M. B., & Silman, M. R. (2004). An analysis of modern pollen rain on an elevational gradient in southern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 20(1), 113–124. <https://doi.org/10.1017/S0266467403001068>

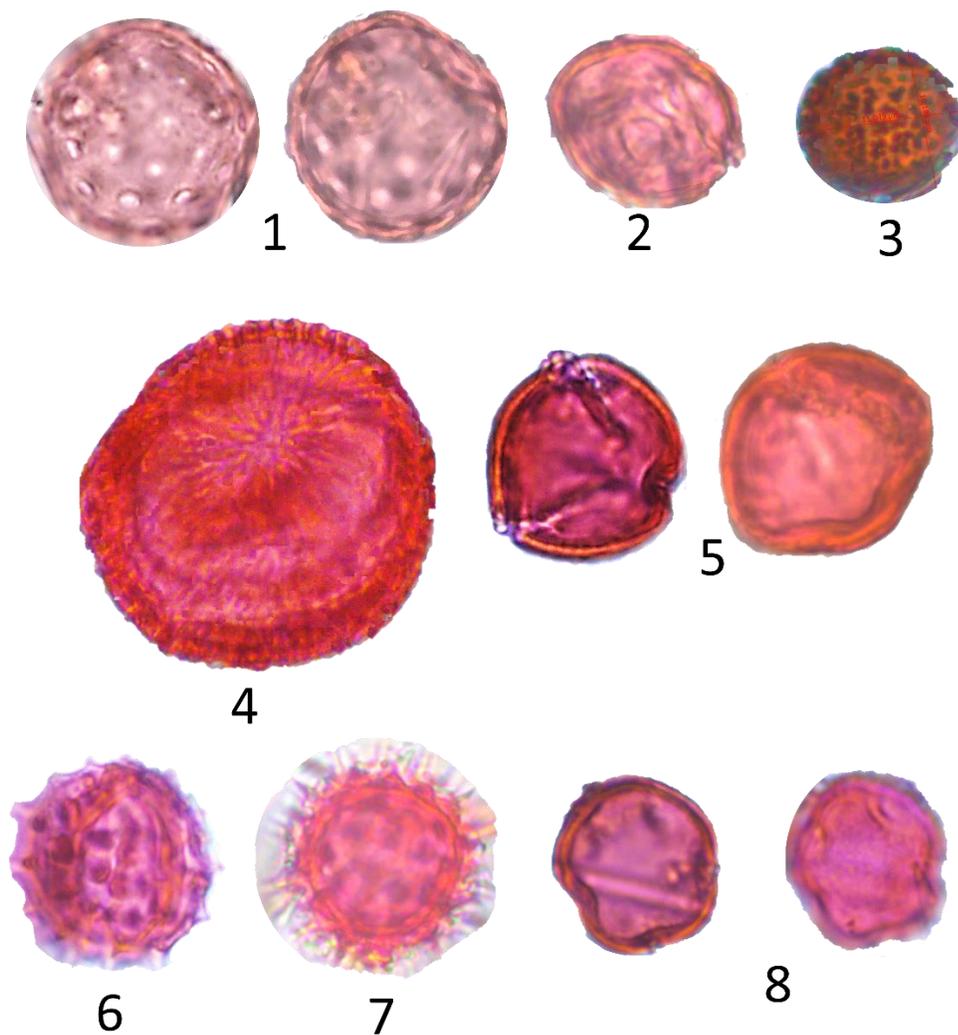
William, A. C., Juan Lázaro, T. M., & Angélica, L. M. (2009). Análisis florístico y estructural de los bosques premontanos en el municipio de Amalfi (Antioquia, Colombia) / Floristic and structural analysis of premontane humid forests in Amalfi (Antioquia, Colombia) / Análises florais e estruturais dos bosques pré-m. *Colombia Forestal VO - 12*, 12(1), 81.

Zerboni, R., Arrigoni, PV, Manfredi, M., Rizzotto, M., Paoletti, L. y Ricceri, C. (1991). Monitoreo geobotánico y fenológico de granos de polen alergénico en el área de Florencia. *Grana* , 30 (2), 357-363.

Zerboni, R., Manfredi, M., Campi, P. & Arrigoni, P.V. (1986). Correlación entre investigaciones aerobiológicas y fitogeográficas en el área de Florencia. *Aerobiologia* , 2 (1-2), 2-13.

9. Anexos

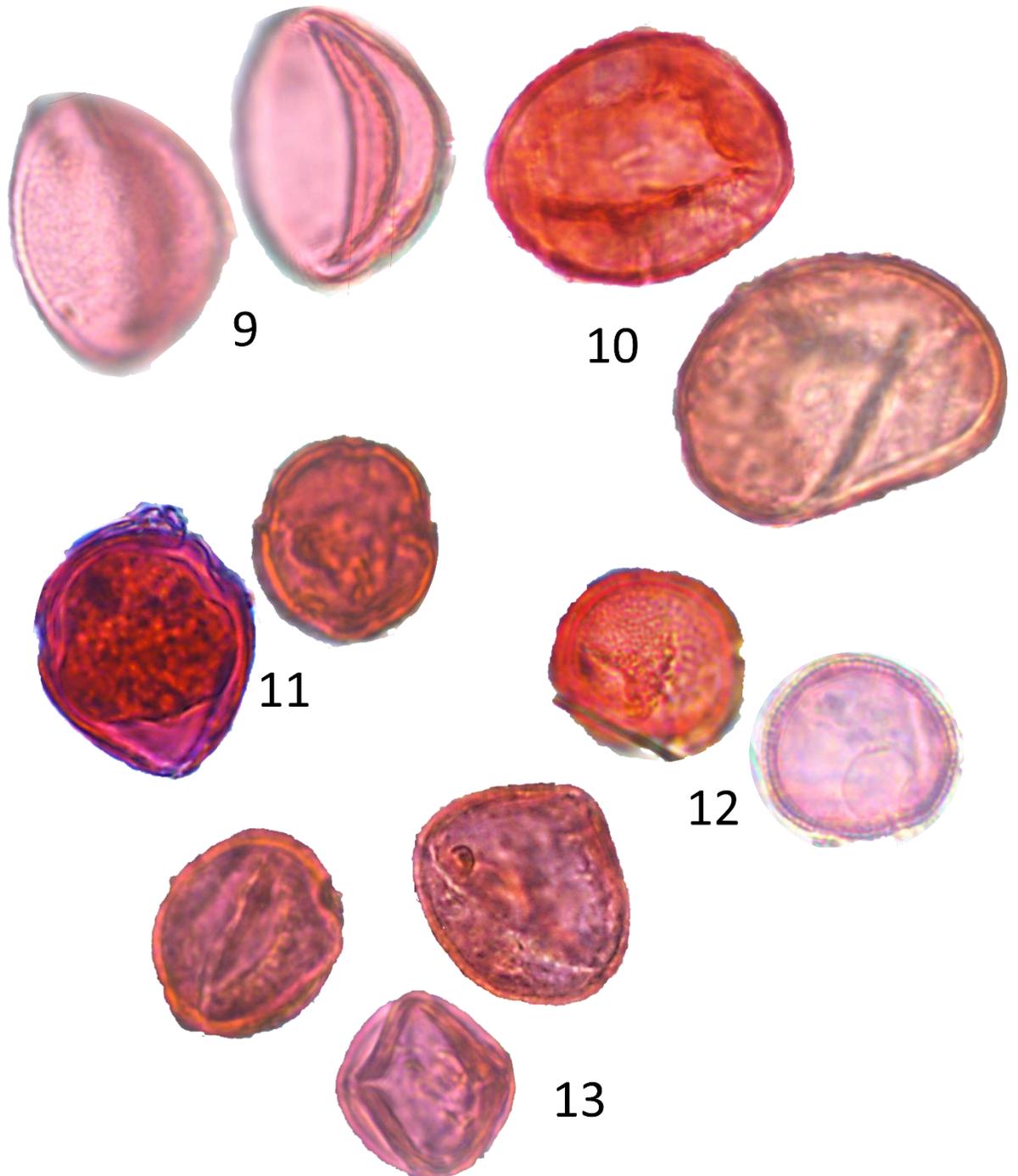
Anexo 1. Micrografías de polen recuperado de trampas Oldfield



5 μ m

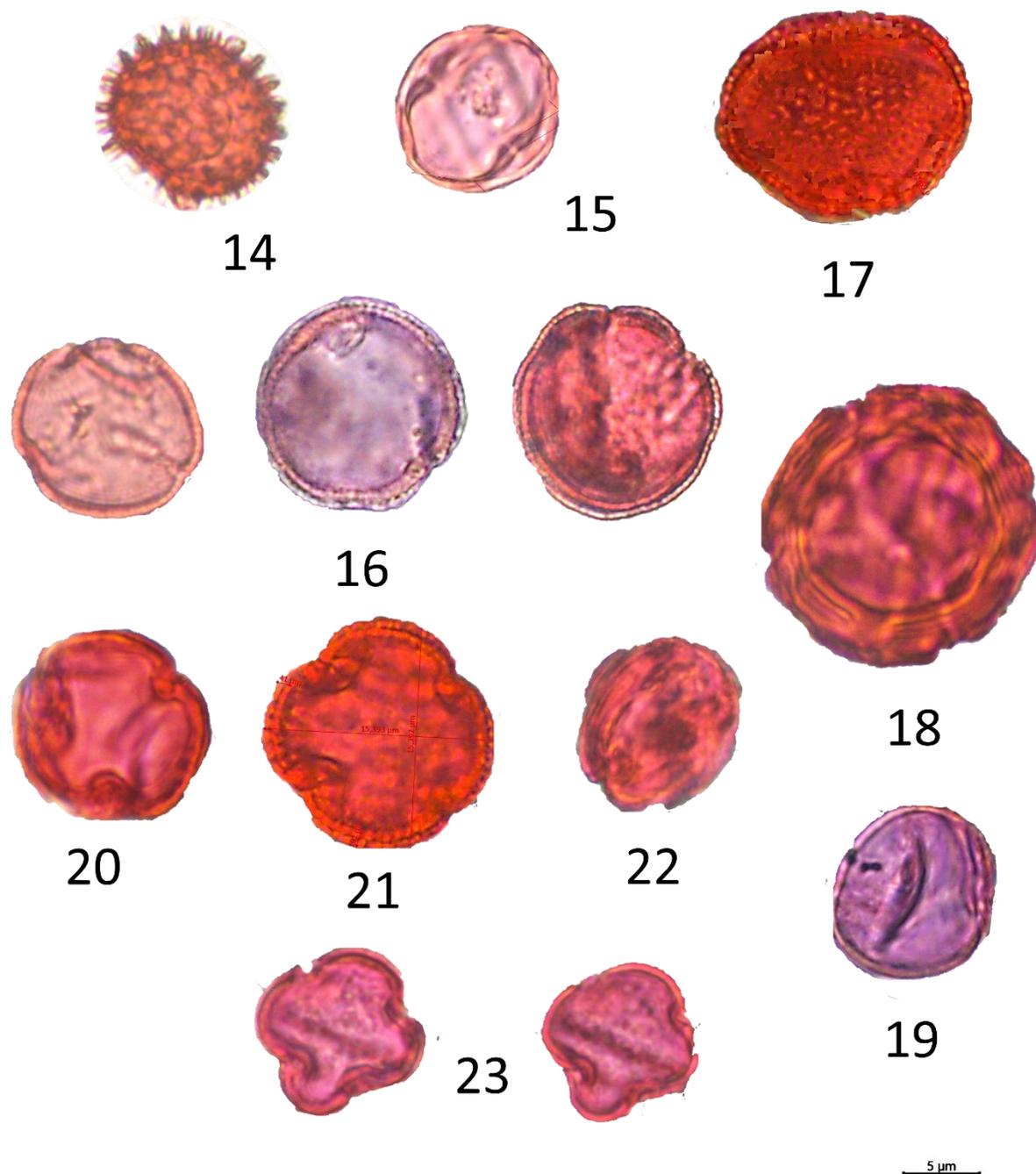
AMARANTHACEAE: *Amaranthus* (1), *Alternanthera* (2).
ARACEAE: *Anthurium nymphaefolium* (3), *Stenospermation* (4).
ARALIACEAE: *Oreopanax* (5). **ASTERACEAE:** *Ageratina* (6),
Mikania (7). **BETULACEAE:** *Alnus acuminata* (8)

100x

5 μ m

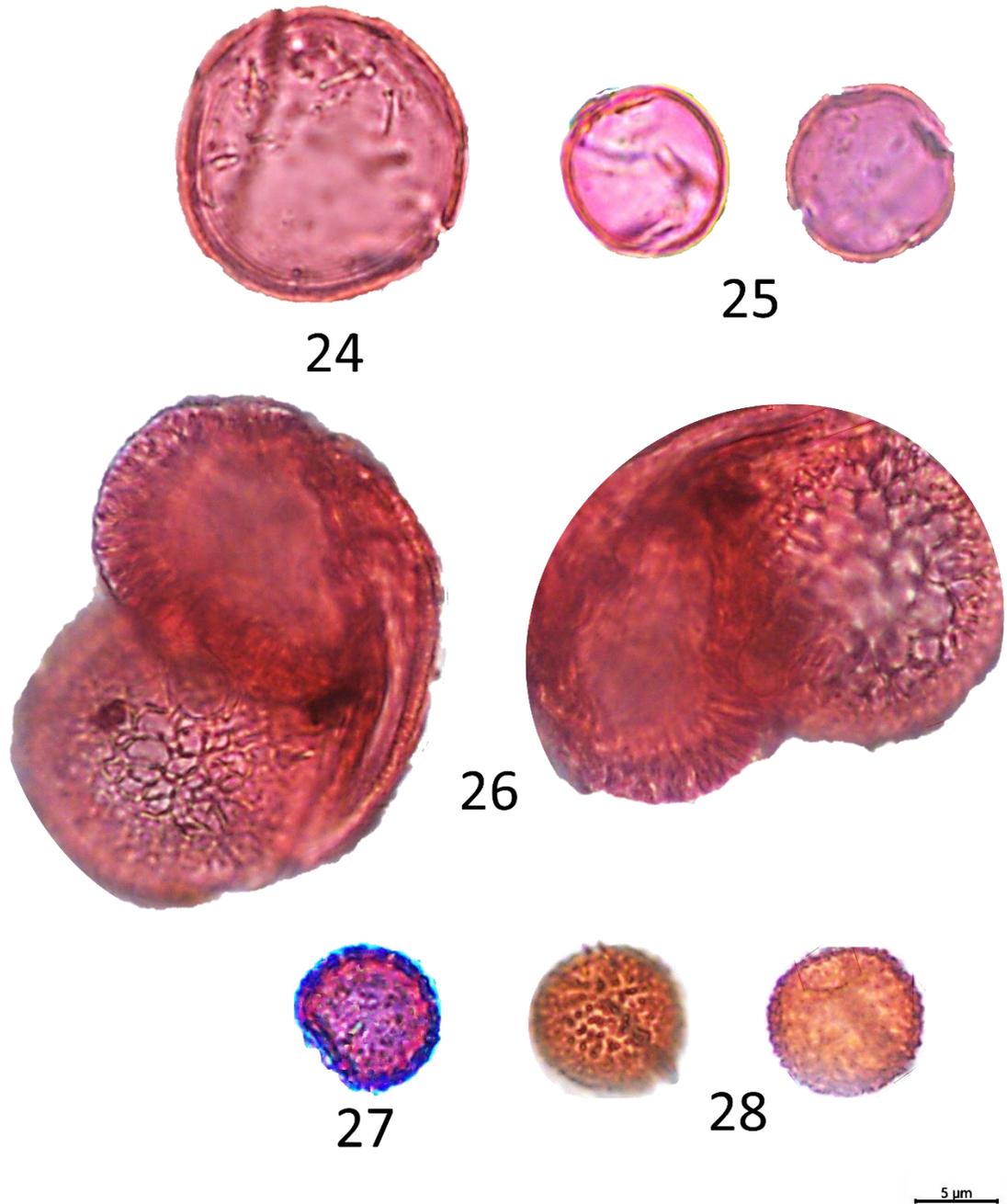
BROMELIACEAE: *Tillandsia* (9), *Racinaea tetrantha* (10).
CAMPANULACEAE: *Lobelia* (11). **CHLORANTHACEAE:**
Hedyosmum translucidum (12). **CLUSIACEAE:** *Clusia inesiana*
 (13)

100x



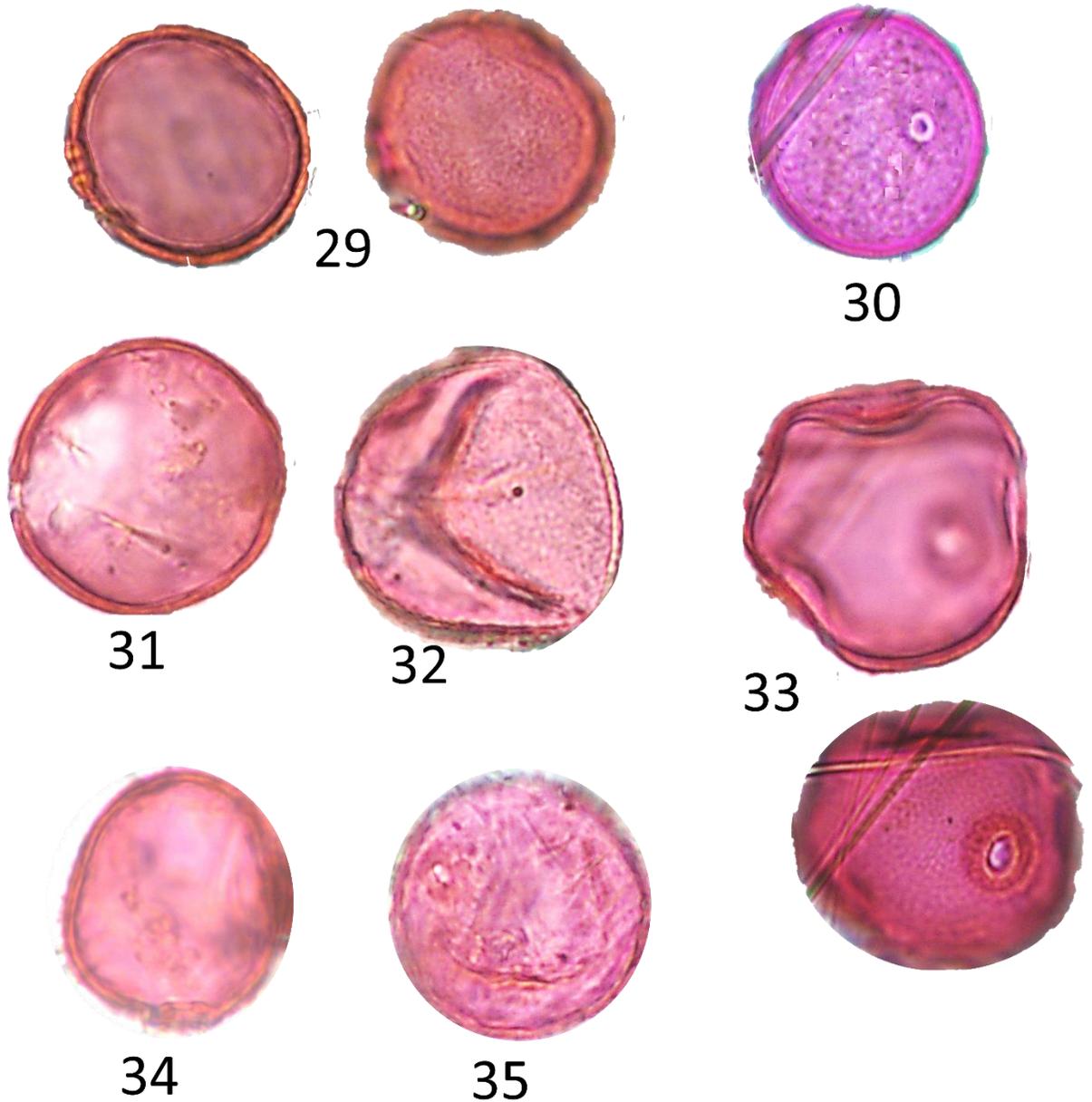
CONVOLVULACEAE: *Ipomoea* (14). **FABACEAE:** *Erythrina fusca* (15). **HYPERICACEAE:** *Vismia baccifera* (16). **IRIDACEAE:** *Sisyrinchium* (17). **LORANTHACEAE:** *Oryctanthus* (18). **MAGNOLIACEAE:** *Magnolia caricaefragans* (19). **MALVACEAE:** *Heliocarpus americanus* (20). **MELIACEAE:** *Trichilia* (21). **MORACEAE:** *Ficus* (22). **MYRTACEAE:** *Syzygium* (23).

100x



OROBANCHACEAE: *Pedicularis incurva* (24). **PHRYMACEAE:** *Leucocarpus perfoliatus* (25). **PINACEAE:** *Pinus patula* (26). **PIPERACEAE:** *Piper* (27), *Peperomia* (28)

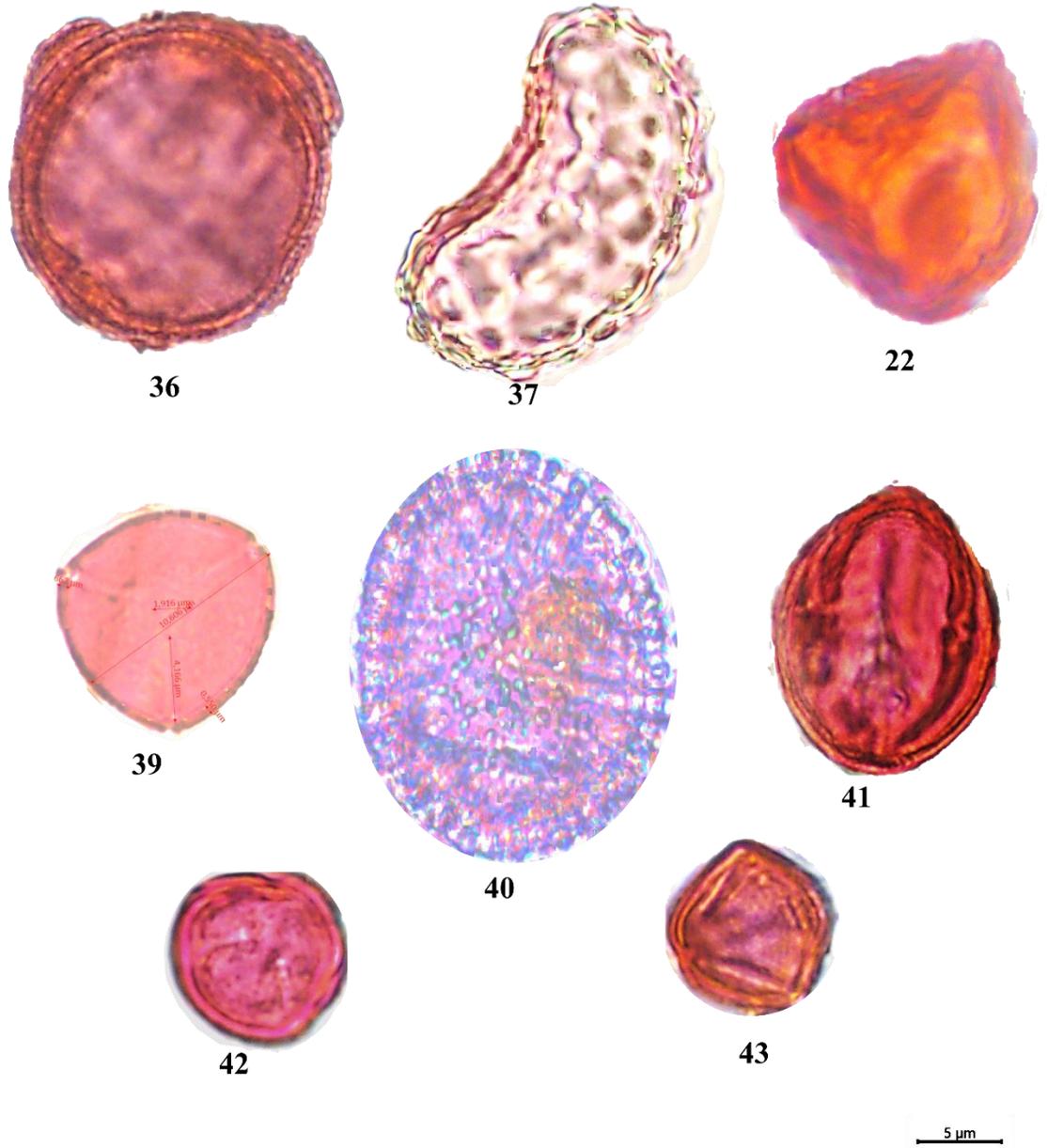
100x



5 μ m

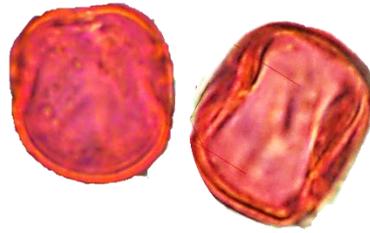
POACEAE: *sp 1* (29), *sp 2* (30), *sp 3* (31), *Oplismenus hirtellus* (32), *Oplismenus burmanni* (33), *Melinis* (34), *Lasiacis* (35)

100x

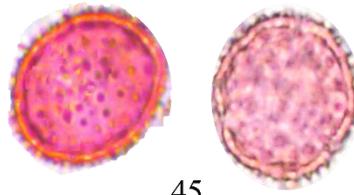


PODOCARPACEAE: *Podocarpus* (36). **POLYPODIACEAE:** *Polypodium* (37). **PRIMULACEAE:** *Myrsine coriacea* (38), **ROSACEAE:** *Rubus* (39). **RUBIACEAE:** *Psychotria* (40), *Cinchona* (41), *Arachnothryx* (42), *Coffea arabica* (43).

100x



44



45



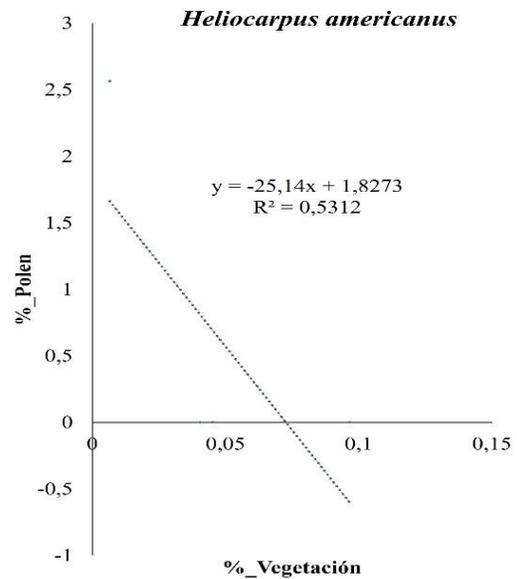
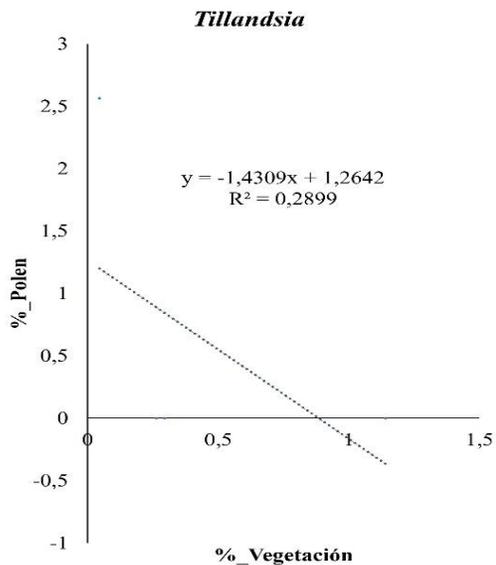
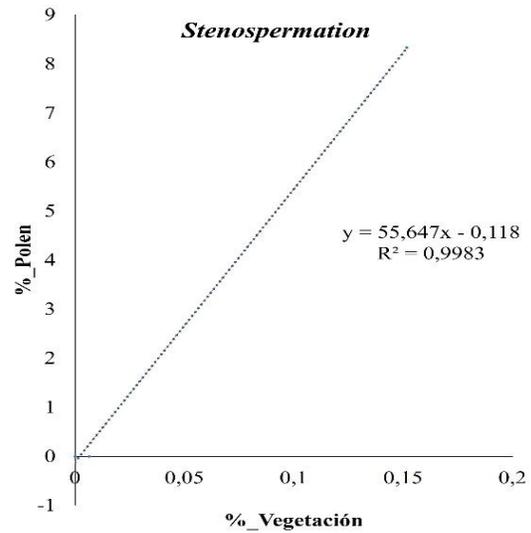
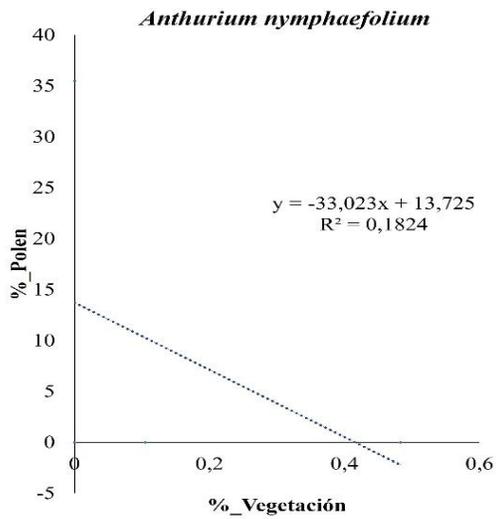
46

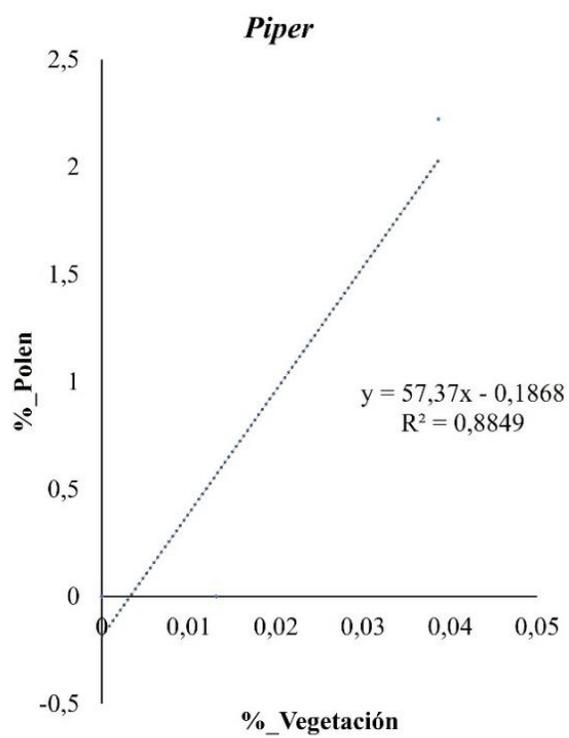
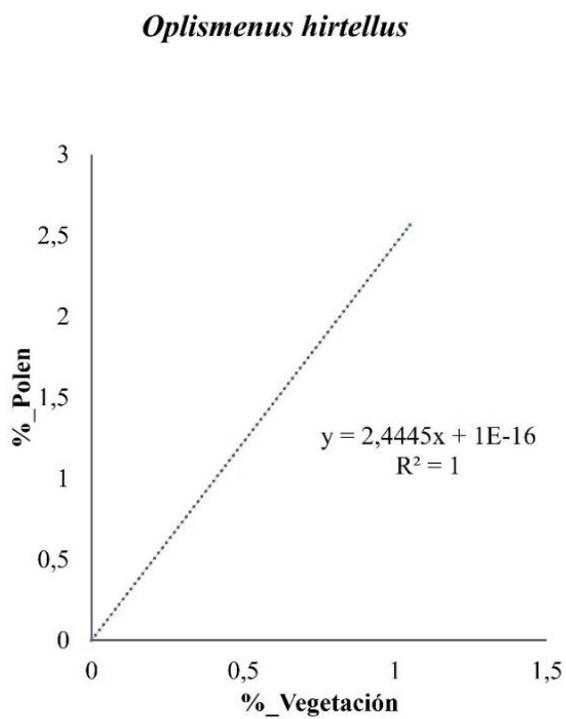
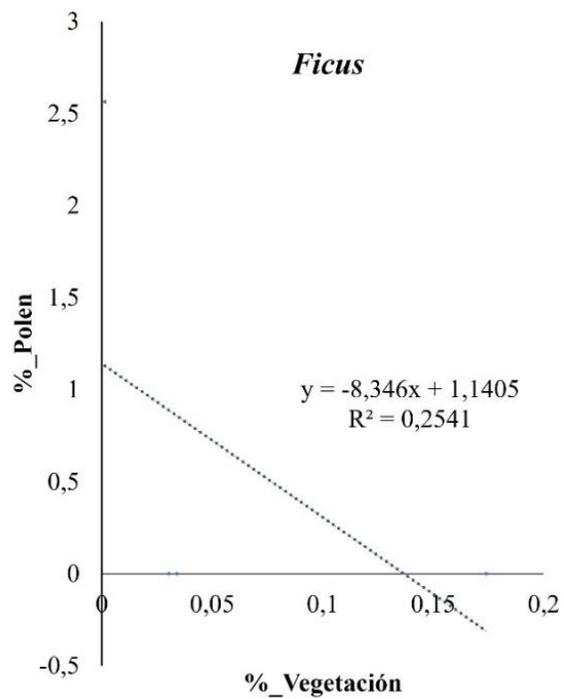
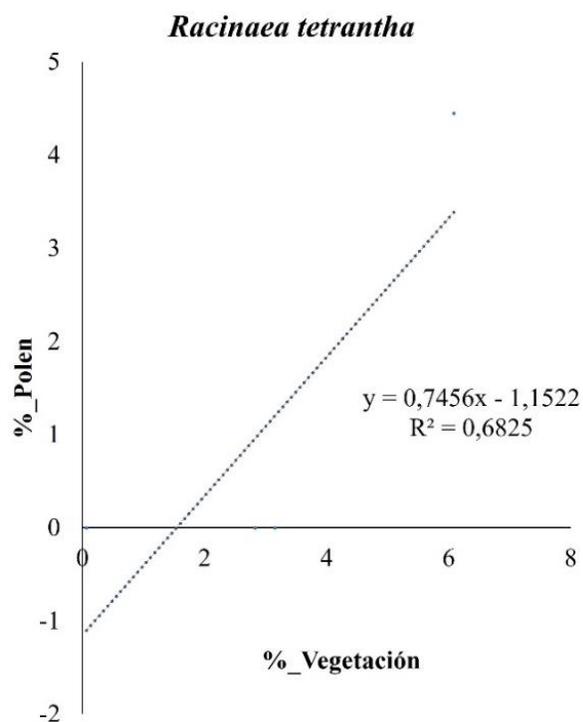
5 μ m

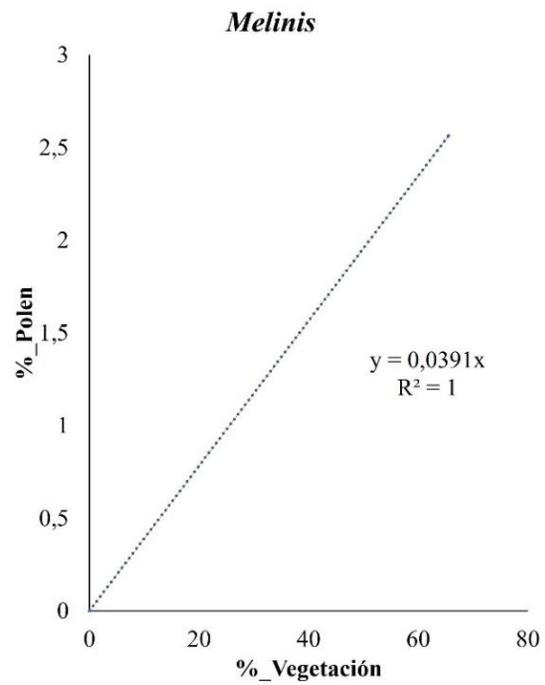
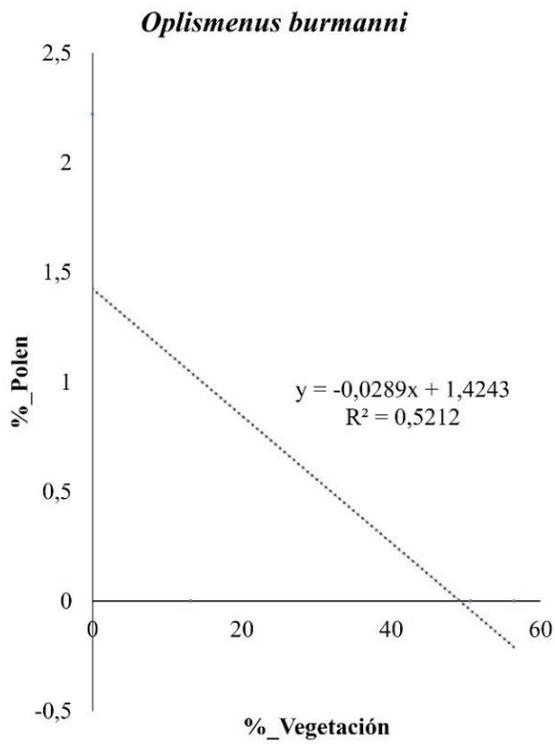
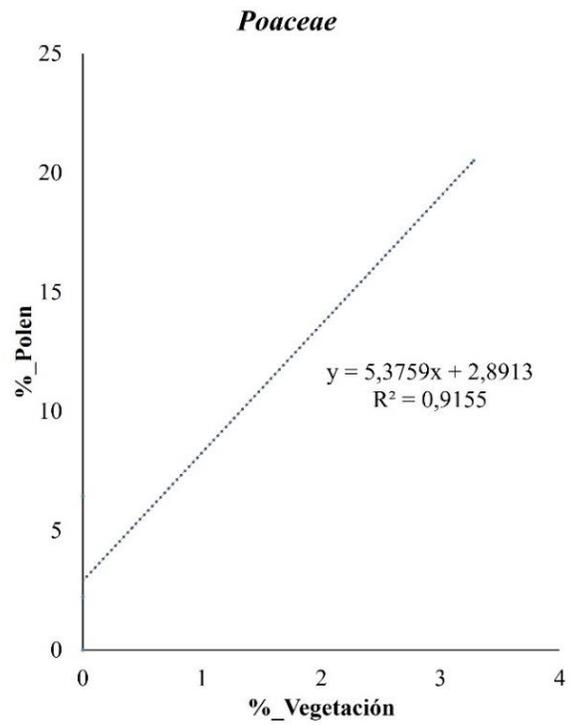
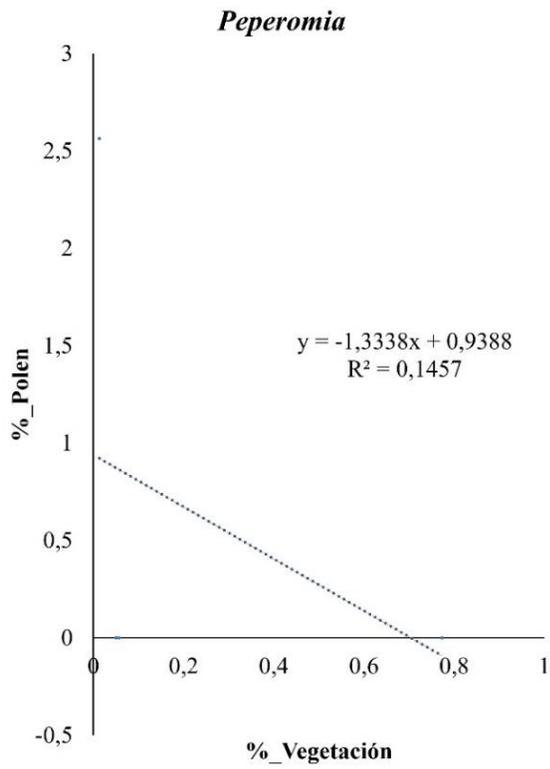
SANTALACEAE: *Phoradendron* (44). **SIPARUNACEAE:** *Siparuna* (45). **VERBENACEAE:** *Lippia* (46).

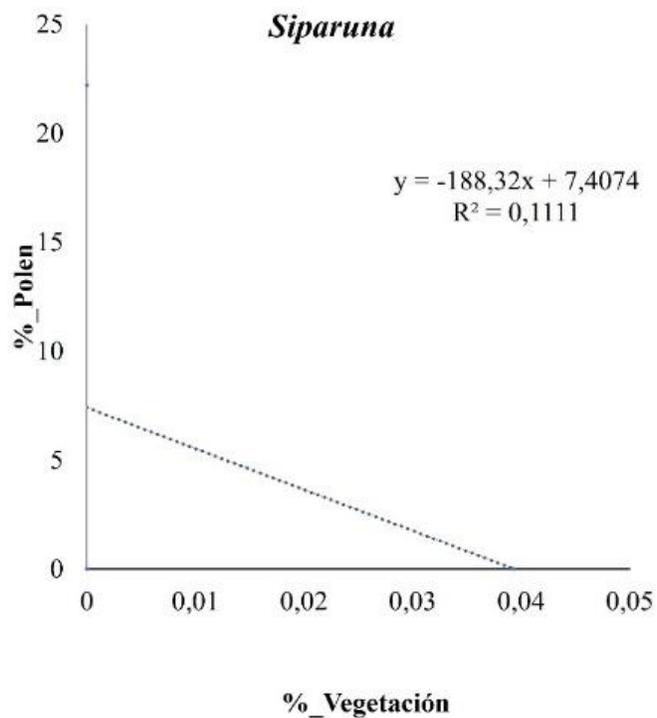
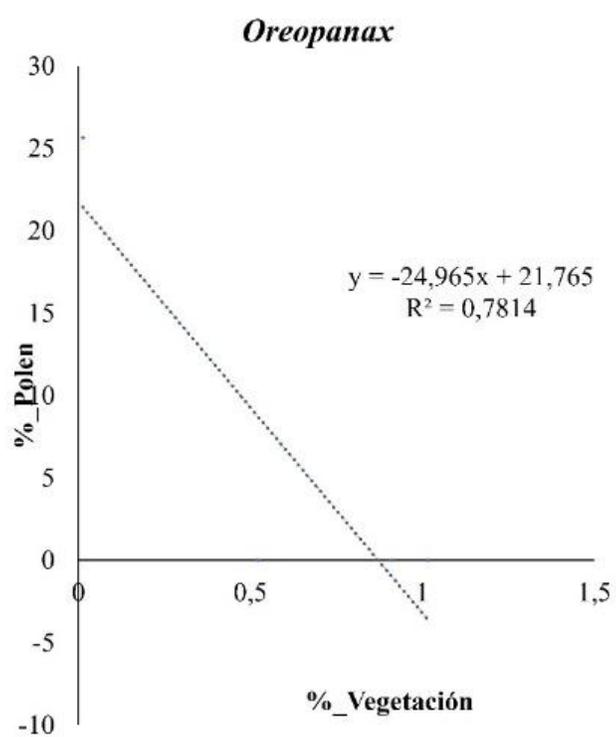
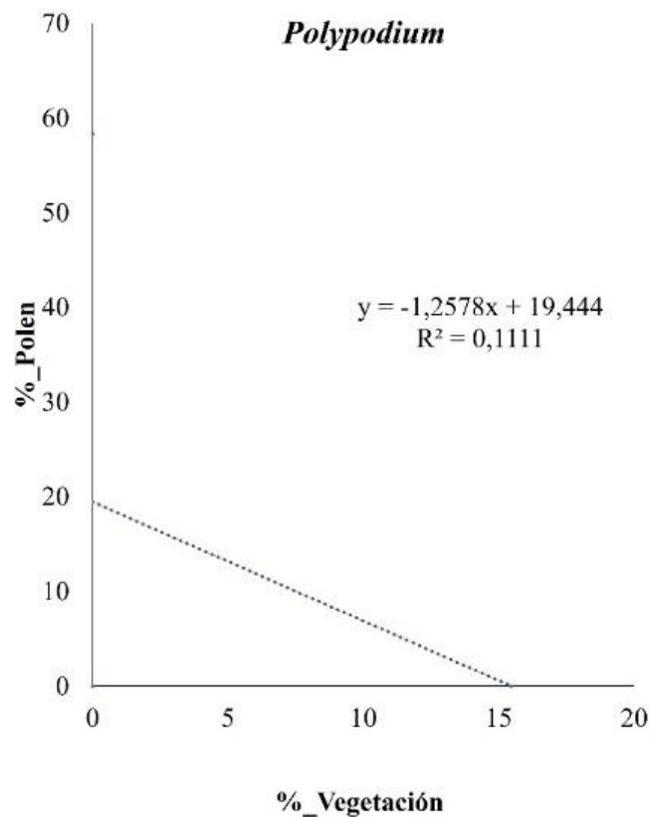
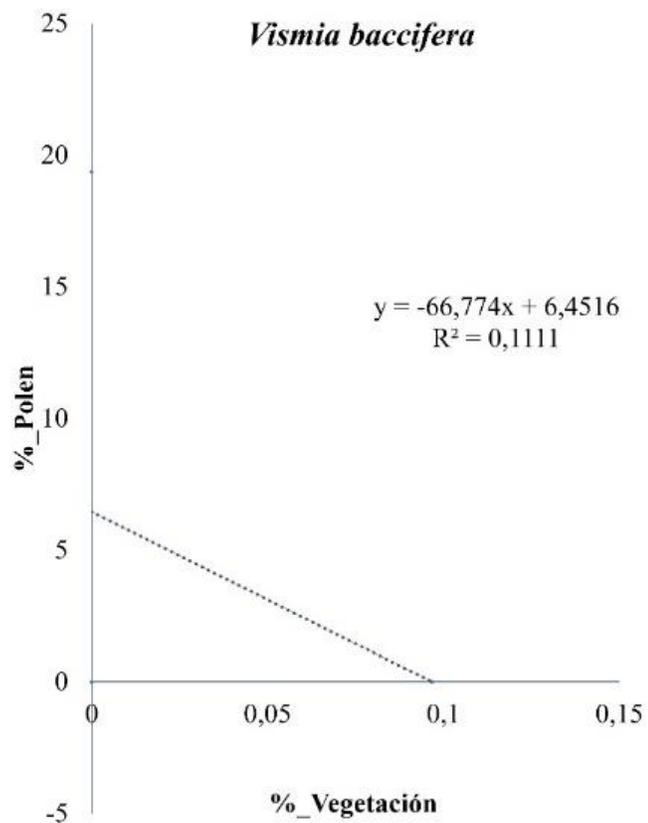
100x

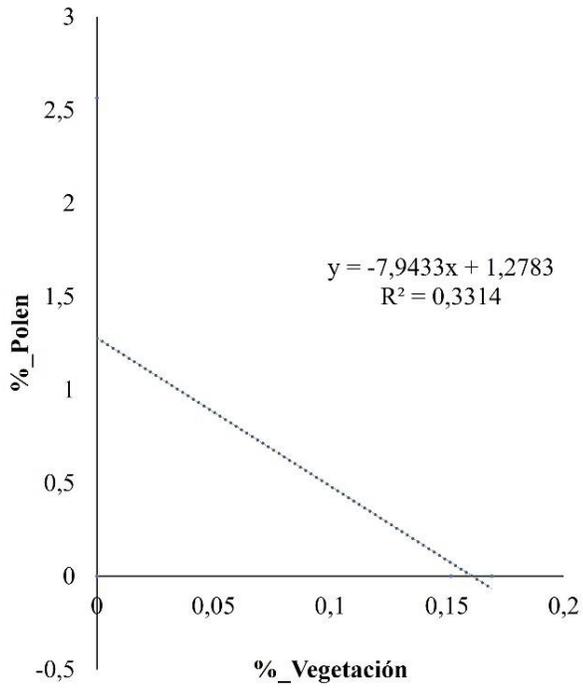
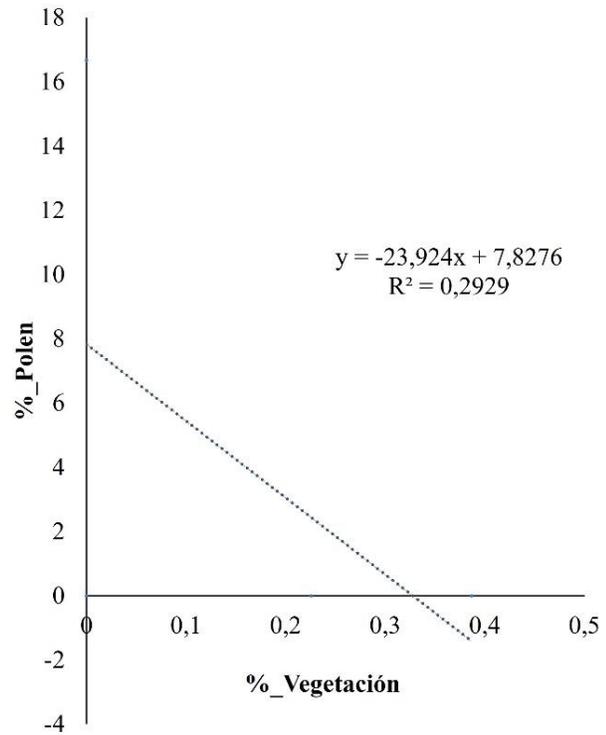
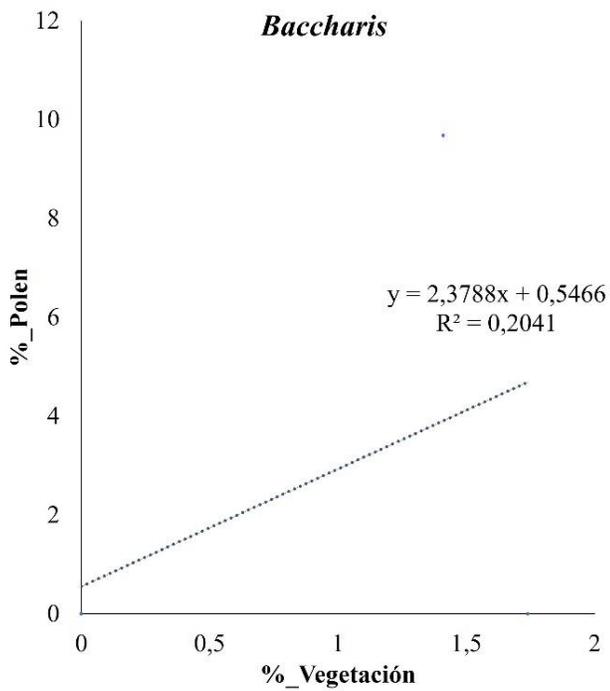
Anexo 2. Gráficos correspondientes a las regresiones de los taxones representados en el espectro polínico y la vegetación.









Trichilia*Rubus**Baccharis**Ageratina*