

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Reconstrucción de la vegetación y el clima en los alrededores de la laguna San
Marcos, Volcán Cayambe, Ecuador, durante los últimos 1000 años**

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

DIANA CAROLINA MEDINA VASCO

QUITO, 2019

Certifico que la Disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la señorita Diana Carolina Medina Vasco ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

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

Dedico esta investigación a Dios, el autor de la vida, además a mis padres por su ejemplo y esfuerzo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Dios porque a través de la Biología, supo enamorarme más de su creación; además de darme la valentía y fortaleza necesaria para jamás rendirme y perseverar hasta el final de esta carrera.

A mi familia por todo su apoyo incondicional, mis padres, Juan Medina y Flor Vasco quienes desde pequeña generaron en mí, el amor y respeto hacia la naturaleza agradezco porque a pesar de los tiempos difíciles han estado conmigo, guiándome durante el camino; sin ellos no hubiese sido posible finalizar mis estudios. A mi abuelita Fabiola Dueñas y a mi hermano Christian Medina por su apoyo moral y económico durante mis estudios.

A Msc. Susana León-Yáñez por darme la oportunidad de realizar esta disertación y de esta forma poder conocer el mundo de la Palinología, además por sus sugerencias, su aporte y orientación durante el escrito. A mis amigas Gabriela López y Manuela Ormaza por su inmensa ayuda en la identificación de polen y análisis estadísticos.

A Rossana Romo por su paciencia y estar presente durante la etapa de laboratorio. A mis amigos Nico Zapata y Edi Salazar además a Mtr. Álvaro Pérez quienes plantaron en mí el interés y amor hacia la Botánica.

A mi amiga Carito Barahona por su inmenso amor, todos sus consejos, ayuda y sobre todo su confianza puesta en mí a lo largo de mi carrera universitaria. A Carlita Pupiales, Anita Avilés y Ale Silva por su amistad verdadera, su buena compañía y por todas las hermosas experiencias vividas.

Finalmente, a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador por el auspicio económico durante todo el proyecto.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	RESUMEN	1
2.	ABSTRACT	2
3.	INTRODUCCIÓN	3
3.1	DIVERSIDAD FLORÍSTICA, CONSERVACIÓN, CAMBIO CLIMÁTICO Y ESTUDIOS PALINOLÓGICOS EN ECUADOR	6
3.2	OBJETIVOS	9
3.2.1	OBJETIVO GENERAL	9
3.2.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
4.	MATERIALES Y MÉTODOS	10
4.1	ÁREA DE ESTUDIO	10
4.1.1	UBICACIÓN	10
4.1.2	GEOLOGÍA	10
4.1.3	CLIMA	11
4.1.4	VEGETACIÓN ACTUAL	12
4.1.5	ASENTAMIENTOS HUMANOS	13
4.2	FASE DE CAMPO	14
4.3	FASE DE LABORATORIO	14
4.3.1	DATAACIONES	14
4.3.2	PROCESAMIENTO QUÍMICO	15
4.3.3	IDENTIFICACIÓN DE POLEN Y ESPORAS	16
4.4	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	16
5.	RESULTADOS	18
5.1	ESTRATIGRAFÍA	18
5.2	CRONOLOGÍA	18
5.3	DESCRIPCIÓN DEL DIAGRAMA DE POLEN	19
6.	DISCUSIÓN	24
6.1	Periodo I, ca. 909 – 685 años cal AP (SMI- I)	25
6.2	Periodo II, ca. 685 – 617 años cal AP (SMI- II)	27
6.3	Periodo III, ca. 617 – 480 años cal AP (SMI- III)	29
6.4	Periodo IV, ca. 480 – 249 años cal AP (SMI- IV)	31
6.5	Periodo V, ca. 249 años cal AP – Presente (SMI- V)	32
6.6	COMPARACIÓN CON OTROS ESTUDIOS	34
7.	CONCLUSIONES	37
8.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	39

9.	FIGURAS	54
10.	TABLAS.....	62
11.	ANEXOS.....	67

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Mapa de ubicación del páramo de San Marcos en el flanco nororiental del volcán Cayambe, Parque Nacional Cayambe-Coca	55
FIGURA 2. Área de muestreo, ubicación del bofedal del que se extrajo el sedimento	56
FIGURA 3. Fotografía de la laguna de San Marcos y su tipo de vegetación	57
FIGURA 4. Fotografía de los tres fragmentos obtenidos del bofedal.....	58
FIGURA 5. Modelo edad-profundidad para el núcleo de sedimento San Marcos (SMI-I)	59
FIGURA 6. Diagrama de porcentaje de polen y esporas del núcleo de sedimento San Marcos (SMI-I)	60
FIGURA 7. Diagrama de sumatorias expresados en porcentajes para cada grupo ecológico.	61

LISTA DE TABLAS

TABLA 1. Descripción detallada de la estratigrafía del núcleo de sedimento San Marcos (SMI).....	63
TABLA 2. Dataciones de radiocarbono ^{14}C	64
TABLA 3. Taxa de polen y esporas encontrados en el núcleo de sedimento San Marcos (SMI) con sus respectivos grupos ecológicos	65

LISTA DE ANEXOS

ANEXO 1. Intervalos de los porcentajes encontrados para cada taxón y para cada grupo ecológico	68
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

1. RESUMEN

En base a un núcleo de sedimento obtenido a 3521 m s.n.m, en los alrededores de la laguna de San Marcos ubicada en el flanco nororiental del volcán Cayambe, se reconstruyó la historia de la vegetación y el clima de la zona durante los últimos 1000 años. Se verificó que el sitio de estudio ha sido un páramo desde 1000 años cal AP hasta la actualidad. Sin embargo, se evidenciaron varios eventos que afectaron a la composición florística. Los datos de polen y esporas encontrados, revelan que desde 909 hasta los 617 años cal AP, los bosques montanos y el subpáramo alcanzaron su registro más alto de todo el sedimento, lo cual indica condiciones climáticas cálido-secas a cálido-húmedas, que coinciden con la época del Óptimo Climático Medieval. Desde los 617 hasta los 480 años cal AP hubo un mejor desarrollo del páramo, el cual estuvo representado principalmente por Cyperaceae, *Gunnera*, *Plantago*, Apiaceae e *Isoëtes*. Durante los 480 – 249 años cal AP, se evidenció que el páramo llegó a su proporción más alta de todo el registro, sugiriendo que las condiciones ambientales fueron frías y secas debido a la influencia de la Pequeña Edad del Hielo, en donde hubo una mayor abundancia de *Plantago* y Cyperaceae. La vegetación de los bosques montanos circundantes ha aumentado en los últimos 249 años cal AP, como consecuencia del calentamiento global que parece estar ocasionando el desplazamiento de la línea superior de bosque hacia mayores elevaciones a causa de las condiciones climáticas cálidas y húmedas, favoreciendo el crecimiento de taxa como *Hedyosmum*, *Symplocos* y Rubiaceae. La presencia de fuegos y de impacto humano coincide con las fechas conocidas del asentamiento del pueblo Caranqui- Cayambi- Otavalo y fue revelado por las partículas de carbón y el polen fósil de Amaranthaceae/Chenopodiaceae respectivamente. Se evidenciaron tres periodos de incendios entre 740 – 365 años cal AP, dos de ellos de origen local-regional y uno solamente de origen regional. Asimismo, se registraron dos erupciones volcánicas, la primera ocurrida entre 685 – 617 años cal AP y la segunda fue desde 480 – 400 años cal AP. En ambos casos se observó que la presencia de ceniza impidió casi completamente la conservación del polen.

Palabras clave: Holoceno tardío, Paleoecología, Línea Superior de Bosque, Calentamiento Global, Óptimo Climático Medieval, Pequeña Edad del Hielo

2. ABSTRACT

Based on a sediment core obtained at 3521 m s.n.m, at the surroundings of the San Marcos lake, on the north-eastern flank of Cayambe volcano, the history of vegetation and climate of the area during the last 1000 years was reconstructed. According to our results the study site has been covered by páramo vegetation for the last 1000 years. However, several events affected its floristic composition. Pollen and spore data found reveal that from 909 to 617 cal yr BP, montane forests and subpáramo reached their highest proportion, indicating climatic conditions that fluctuated from warm-dry to warm-humid period that coincides with the Medieval Climatic Optimum. From 617 to 480 cal yr BP, a well established páramo was represented by Cyperaceae, *Gunnera*, *Plantago*, Apiaceae and *Isoëtes*. During 480 to 249 cal yr BP, páramo reached its highest proportion in the whole record, suggesting that environmental conditions were cold and dry due to the influence of the Little Ice Age, with a greater abundance of *Plantago* and Cyperaceae. The vegetation of the surrounding montane forests increased in the last 249 years, as a consequence of global warming that seems to be causing the displacement of the upper forest line towards higher elevations, favoring the growth of taxa such as *Hedyosmum*, *Symplocos* and Rubiaceae. The presence of fires and taxa indicators of human impact coincides with the known dates of the settlement of the Caranqui-Cayambi- Otavalo culture, fact revealed by fossil carbon particles and pollen of Amaranthaceae / Chenopodiaceae. Three fire periods were observed between 740 – 365 cal yr BP, two of them of local-regional origin and one of regional origin. Likewise, two volcanic eruptions were recorded; the first occurred between 685 – 617 cal yr BP and the second one was from 480 – 400 cal yr BP. In both cases the massive presence of ash prevented almost completely the conservation of pollen.

Keywords: Late Holocene, Paleoecology, Upper Forest Line, Global Warming, Medieval Climatic Optimum, Little Ice Age

3. INTRODUCCIÓN

La paleoecología, es una palabra compuesta por el vocablo griego (*palaios*), que significa pasado o antiguo; y el término ecología, que trata el estudio de los seres vivos y su relación con el ambiente en el que habitan (Bennet, 1997; Rull, 2010). Así es que, la paleoecología se basa en la reconstrucción, interpretación y deducción de las poblaciones, comunidades y condiciones ambientales existentes en los ecosistemas pasados (Dodd y Stanton, 1990; Jackson y Hobbs, 2009). Estos datos pueden ser descifrados primordialmente por el registro fósil, que además es complementado con ayuda de ramas de la geología como son: la sedimentología y la estratigrafía (Bottjer, 2018; Seppä, 2018).

Una de las herramientas más útiles y fehacientes de la paleoecología, es la palinología, que se encarga del estudio de palinomorfos fósiles como: el polen, las esporas, dinoflagelados, acritarcos, entre otros grupos (Osborn, 1997; Williams, Fensome, Miller y Bujak, 2018). El enfoque dentro de este tipo de estudio es el análisis de polen y esporas fósiles, a través de la observación de sus características morfológicas que nos permitirán identificar taxonómicamente varios elementos y así poder reconstruir la composición vegetal que existía en el pasado, vislumbrar el cambio de los ecosistemas a lo largo del tiempo e inferir cómo las fluctuaciones del clima afectaron a la vegetación de la zona en estudio (Faegri e Iversen, 1989; Keen et al., 2014; Hjelle, Mehl, Sugita y Andersen, 2015).

Los estudios de palinología se complementan con análisis de carbón fósil, ya que también es considerado como un indicador del entorno paleo ambiental; puesto que el fuego también afecta al ambiente y a su vez el clima influye en la posibilidad de que existan o no incendios (Kangur, 2002; Withlock y Larsen, 2001). Mediante el conteo de carbón se puede estimar los patrones de incendios a lo largo de los siglos; determinar si los fuegos o la sucesión de post fuego provocó alteración en la composición vegetal. Además, nos permite inferir si es que el origen de los fuegos fue antropogénico o natural (Carcaillet, 1998; Ohlson y Tryterud, 2000; Carcaillet, Bouvier, Fréchette, Larouche y Richard, 2001).

Al identificar diferentes taxa mediante estas técnicas, se puede evaluar: el valor ecológico del sitio de estudio, la presencia de perturbación y su vulnerabilidad frente al cambio climático futuro (Davies y Bunting, 2010; Maguire, Nieto-Lugilde, Fitzpatrick, Williams y Blois, 2015). Por lo tanto, además contribuiría en un aporte de conocimiento que funcionaría como estrategia para poder aplicar programas para conservación y reintroducción de especies, que permitirán a su vez la restauración de elementos paisajísticos que benefician no solamente a la flora y a la fauna (Myers, Mittermeier, Mittermeier, da Fonseca y Kent, 2000; Buldrini, Dallai y Torri, 2013); sino que también permitirían sostenibilidad y sustentabilidad de los servicios ecosistémicos, a través del uso y aprovechamiento racional del mismo para que pueda mantenerse a lo largo del tiempo (Froyd y Willis, 2008; The Royal Society, 2003).

Generalmente, los sitios donde se extraen las muestras de sedimento para analizar el polen fósil son cuerpos de agua o humedales como: lagos, lagunas, turberas, bofedales, etc. Este tipo de ambientes albergan condiciones anóxicas, es decir poseen una baja oxigenación (Whitlock y Larsen, 2001; Frew, 2014). Lo cual permite una buena conservación de los granos de polen y de esta forma es posible encontrarlos en altas concentraciones (Parducci, Suyama, Lascoux y Bennet, 2005; Seppä, 2013). Una de las razones por las que el polen puede fosilizarse, se debe a la alta resistencia de su capa más superficial llamada exina. Por esta razón puede soportar altas temperaturas e incluso a ser tratado con ácidos o bases fuertes, con un limitado efecto (Faegri e Iversen, 1989).

El principal objetivo del polen es llegar al estigma de la flor para fecundar al óvulo (Seppä, 2013). Para ello, las plantas han desarrollado varias estrategias para trasladar el polen, conocidas como síndrome de polinización. Por ejemplo, las plantas polinizadas por animales o zoófilas atraen vectores como insectos, aves y mamíferos que en busca de néctar transportan el polen a otras flores de la misma especie. Las plantas que son polinizadas por el viento, se conocen como anemófilas (Faegri e Iversen, 1989; Culley, Weller y Sakai, 2002); estas generalmente producen grandes cantidades de polen y por esta razón puede encontrarse sobrerrepresentado (Bush, 2001; Moscol Olivera, Duivenvoorden y Hooghiemstra, 2009).

Los aportes paleoecológicos nos han permitido conocer los rangos de distribución de distintos taxa, ecosistemas y biomas durante los periodos glaciales e interglaciales (Bennet, 1997; Seppä, 2018). Por ejemplo, en el ártico se encontró que durante el

Pleistoceno en el Último Glacial Máximo (LGM) (25.000-15.000 años AP), la vegetación era una combinación entre tundra y estepa con condiciones muy secas y una baja diversidad paisajística dominada mayoritariamente por plantas herbáceas no gramíneas; pero a partir de los 10.000 años AP, emergió la tundra húmeda representada por gramíneas y plantas leñosas. En el norte del continente africano, en el desierto del Sahara durante finales del Pleistoceno hasta mediados del Holoceno (14.500-5500 años AP) existían condiciones climáticas húmedas y el entorno estaba formado por abundantes humedales, lagos y cuerpos de agua, mientras que la cobertura vegetal estaba compuesta por vegetación métrica de pastizales y matorrales; sin embargo las condiciones se tornaron áridas y secas a partir de los 5.500 años AP, y como consecuencia hubo un declive en la vegetación así como también en el nivel de los lagos (de Menocal et al., 2000; Foley, Coe, Scheffer y Wang, 2003). Un estudio de polen hecho en Mera, Ecuador (1100 m s.n.m), reveló que durante la glaciación Würm (33.000-26.000 años AP) la temperatura bajó alrededor de 4.5 °C y el bosque andino que estuvo representado por *Alnus*, *Hedyosmum* y *Podocarpus* se estableció 700 metros más abajo que en la actualidad (Liu y Colinvaux, 1985).

Durante el Holoceno tardío (3000 cal años AP – presente) se han registrado eventos como el Óptimo Climático Medieval (OCM) y la Pequeña edad del Hielo (LIA). Los registros históricos sugieren que el OCM tuvo lugar entre los 1050 – 650 años AP, el cual se caracterizó por aumento de temperatura de aproximadamente 0.6 °C (Mann, 2002a; Nahle, Nasif. 2007). En un principio, se creía que el OCM tuvo solamente impacto en Europa y sus regiones vecinas incluido el Atlántico Norte; sin embargo, estudios de climatología y palinología hechos en África, Arabia y América del Sur, descartan esta suposición (Villalba, 1994; Ledru et al., 2013; Défaz, 2016; López, 2016; Lüning, Gafka, y Vahrenholt, 2017; Ormaza, 2019). Posteriormente a este episodio, se registra la Pequeña edad del Hielo (LIA); caracterizada por la disminución en la temperatura de 0.6 – 1 °C y además hubo una expansión de glaciares de montaña entre los 650 – 100 años AP (Mann, 2002b). Al parecer, este evento estuvo vinculado con un ciclo en el que el sol tuvo su irradiancia más baja (Mínimo de Maunder), además de un volcanismo explosivo ocurrido a nivel mundial (Wanner et al., 2008; Miller et al., 2012).

Como resultados importantes de periodos de presencia humana, se puede mencionar que, en la laguna la Yeguada en Panamá (ca. 11.000 años AP), localizada a 650

m s.n.m., se registró el primer impacto humano en América Tropical; tras un aumento abrupto en las concentraciones de carbón y presencia de fitolitos con recubrimientos de carbón, lo cual es un indicativo de que hubo incendios en el sitio de estudio; otra señal de estas posibles quemaduras fue el hallazgo de taxa indicadores de disturbio y bosque secundario como: *Cecropia*, *Trema*, *Acalypha* y *Heliconia*; estos hallazgos coinciden con el asentamiento de la colonia Paleo-India en Panamá (Piperno, Bush y Colinvaux, 1990). Valencia, Urrego, Silman y Bush (2010) reportaron que en la zona del lago Pacucha-Perú (3095 m s.n.m) a los 5500 años cal AP, *Chenopodium quinoa* (quinoa) fue uno de los cultivos más importantes en este sitio, pero desde los 3000 años cal AP., este fue reemplazado por la siembra de *Zea mays* (maíz). En Pantano de Pecho (185 años cal AP-presente), ubicado en la provincia de Pichincha a una altitud de 3870 m s.n.m, se observó un descenso de la línea de bosque como consecuencia de la deforestación, los taxa arbóreos decrecieron y aumentaron plantas relacionadas con presencia humana como *Rumex* y *Spermacoce* (Wille, Hooghiemstra, Hofstede, Fehse y Sevink, 2002).

3.1 DIVERSIDAD FLORÍSTICA, CONSERVACIÓN, CAMBIO CLIMÁTICO Y ESTUDIOS PALINOLÓGICOS EN ECUADOR

Se considera que el Neotrópico alberga la mayor diversidad de especies de plantas en el mundo, con alrededor de 124993 especies, que corresponde al 33% de plantas vasculares conocidas a nivel mundial (Lughadha et al., 2016; Ulloa et al., 2017). En consecuencia, el Ecuador a pesar de poseer un territorio muy pequeño es catalogado como uno de los países con mayor biodiversidad pues ocupa el sexto puesto, entre 17 países en todo el mundo (Lessmann, Muñoz y Bonaccorso, 2014; Ministerio del Ambiente, 2016a). Tal diversidad es atribuida a varios factores como: el levantamiento de la Cordillera de los Andes, su ubicación en la zona ecuatorial, influencia de las corrientes marinas y de sistemas atmosféricos como la Zona de Convergencia Intertropical, la cuenca amazónica y el Océano Pacífico (Ministerio del Ambiente, 2016b; Vásquez, 2017). Según Neill (2012) se estima que el número total de especies de plantas vasculares que habitan en el país estaría alrededor de 25000 especies. La región andina es una de las más fitodiversas, los bosques andinos poseen un 68% y los páramos 15% del total de plantas endémicas (4500 spp.) presentes en el país (León-Yáñez et al., 2011). El Ecuador, hasta el momento cuenta con 56 áreas protegidas que ocupan un 20% del área del territorio nacional y se encargan

de la protección, conservación y mantenimiento de la biodiversidad (Ministerio del Ambiente, 2016a, 2016c).

Análisis realizados con modelos climáticos, indican que en los próximos 50 años la temperatura en los Andes Tropicales aumentará entre 1 – 2,5° C y que en los siguientes 10 – 20 años algunos glaciares de montaña podrían desaparecer, como consecuencia del calentamiento global (Bradley, Vuille, Diaz y Vergara, 2006; Tovar, Arnillas, Cuesta y Buytaert, 2013; Brown, Diskson, Carrivick y Füreder, 2015); el cual se acentúa al incrementar la altitud ya que los ecosistemas que se ubican en elevaciones altas, como los páramos tendrían potencialmente menos área hacia donde migrar y como resultado habrá disminución de su superficie, ocasionando que muchas poblaciones de especies andinas disminuyan o incluso puedan llegar a la extinción (Myers et al., 2000; Tovar et al., 2013; Marchán, 2016). Esto es un problema alarmante ya que estos ambientes se encargan de proveer servicios ecosistémicos como: secuestro de carbono, producción de oxígeno, suministro de agua para la agricultura y para las ciudades, etc. (Beltrán et al., 2009; Buytaert, Cuesta-Camacho y Tobón, 2011). Por lo tanto, es de gran importancia implementar estrategias de conservación y protección en zonas vulnerables como son los Andes Tropicales (Myers et al., 2000; Cuesta et al., 2017).

En el Ecuador los primeros estudios palinológicos fueron realizados en el archipiélago de Galápagos (Colinvaux, 1968, 1972), la región Amazónica (Liu y Colinvaux, 1985, 1988; Bush y Colinvaux, 1988; Colinvaux, Frost, Frost, Liu y Steinitz-Kannan, 1988; Bush, Dolores y Colinvaux, 1989; Bush, Colinvaux, Wiemann, Piperno y Liu, 1990), así como también en la Sierra ecuatoriana (Colinvaux, Olson y Liu, 1988; Colinvaux, Bush, Steinitz-Kannan y Miller, 1997). A principios de este siglo, la mayor parte de investigaciones se han enfocado más hacia el sur del Ecuador (Hansen et al., 2003; Niemann y Behling, 2008, 2009, 2010; Niemann, Haberzettl y Behling, 2009; Brunschön y Behling, 2009, 2010; Villota, 2010; Rodríguez y Behling, 2012; Jantz y Behling, 2012; Villota, León-Yáñez y Behling, 2012; Villota y Behling, 2013; Frederick, Brunelle, Morrison, Crespo y Johnson, 2018; Ormaza, 2019). Hacia la zona centro se han elaborado estudios en el páramo de Chimborazo (Défaz, 2016) y en la laguna de Antejos (Villota, León-Yáñez y Behling, 2014). Al norte del Ecuador, la mayoría de publicaciones se han realizado en la Reserva Biológica Guandera (Di Pasquale et al., 2008; Bakker, Moscol Olivera y Hooghiemstra, 2008; Moscol Olivera y Hooghiemstra, 2010). También existe un

estudio hecho en la laguna de Mojanda (Villota, Behling y León-Yáñez, 2017), en el páramo del Ángel (López, 2016), el páramo del Guagua Pichincha (Boada, 2013) y en Pantano de Pecho (Wille et al., 2002).

En este sentido, el presente estudio pretende aportar al incremento del conocimiento de la paleoecología en los páramos ecuatorianos, específicamente en el Parque Nacional Cayambe Coca, sector de la laguna de San Marcos (entre la parte norte de la provincia de Pichincha y Sucumbíos). A pesar de encontrarse en un área protegida, actualmente esta zona está altamente influenciada por actividades antrópicas; entre ellas la construcción del canal de riego Cayambe-Pedro Moncayo, que funciona como un punto de acopio para reservorio de agua (Collaguazo, 2014; GAD Pedro Moncayo, 2018). Además, existe carencia de información en el área de estudio ya que existen pocas investigaciones que analizan solamente la cobertura vegetal actual en el sitio (Pantoja, 2011; Bermeo y Basantes, 2012). Por lo que esta investigación permitirá conocer la historia de la vegetación y el clima de la zona de San Marcos, en el flanco nororiental del volcán Cayambe, y sus alrededores; además del impacto humano sobre la composición vegetal en los últimos 1.000 años.

3.2 OBJETIVOS

3.2.1 OBJETIVO GENERAL

- Reconstruir la historia de la vegetación y el clima de la zona de la laguna de San Marcos, Cayambe Ecuador, analizando un sedimento de 1.000 años de antigüedad.

3.2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Reconstruir los cambios en la composición florística en los alrededores de la laguna de San Marcos en base al análisis de polen fósil.
- Reconstruir las variaciones en la ocurrencia de incendios tanto a nivel local como regional en base a las partículas de carbón encontradas.
- Evidenciar la influencia de las erupciones volcánicas sobre la vegetación del sitio de estudio

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

4.1.1 UBICACIÓN

El área de estudio (Figura 1) se encuentra ubicado en el páramo de San Marcos, en el flanco nororiental del volcán Cayambe; dentro del Parque Nacional Cayambe-Coca, entre el límite de las provincias de Sucumbíos y Pichincha; en el cantón Cayambe, parroquia Olmedo, comunidad la Chimba; a una altura aproximada de 3500 m s.n.m (Bermeo y Basantes, 2012; GAD Olmedo, 2015; Albacura, 2017). El sitio de muestreo, es un bofedal situado una altura de 3521 m s.n.m, en las coordenadas N 0° 6' 14 y W 77° 58' 42. El cuerpo de agua se localiza a una distancia (en línea recta) aproximada de 3.5 km de la laguna de San Marcos; al lado derecho del carretero que va hacia la represa Cayambe Pedro-Moncayo, en sentido oeste-este (Figura 2).

En la zona se evidencian valles en forma de U los mismos que se encuentran rodeados por depósitos glaciares (Torres, 2018). El Parque posee una extensión de 403.103 hectáreas que corresponde al 1.42% de la superficie del Ecuador (Meza, 2016); además comprende rangos altitudinales entre los 600 m s.n.m a 5790 m s.n.m (punto más alto que corresponde al volcán Cayambe) tanto en la región amazónica como en la interandina (Ministerio del Ambiente, 2009; Ministerio del Ambiente, 2014).

La laguna de San Marcos es alimentada por los ríos Piedra Colorada y Quilpajihua (Pantoja, 2011; Andrango, 2018) y forma parte del complejo de humedales Ñucanchi Turupamba (declarados como sitio RAMSAR) los cuales conforman aproximadamente 81 lagunas y tienen su origen en los deshielos procedentes de los glaciares del volcán Cayambe y el Sarahurco (EcoCiencia, 2005; Ministerio del Ambiente, 2009; Astudillo, López y Rodas, 2010).

4.1.2 GEOLOGÍA

El Parque Nacional Cayambe-Coca, se localiza en la parte norte de la Cordillera Oriental, también conocida como Cordillera Real; la cual está formada por rocas ígneas intrusivas y efusivas, rocas sedimentarias y rocas metamórficas; que abarcan edades desde el Paleozoico hasta finales del Cenozoico (Ministerio del Ambiente, 2009; Villota, et al.,

2014). Las cumbres más importantes dentro del Parque Nacional son: el Cayambe (5790 m s.n.m), la única montaña que está atravesada por la línea equinoccial y que ocupa el tercer lugar en altitud dentro del Ecuador (Wolf, 1975; Castro et al., 2018); Sarahurco (4725 m s.n.m), Puntas (4425 m s.n.m), y el Reventador (3485 m s.n.m) (Ministerio del Ambiente, 2009). Durante el Pleistoceno (hace 1.1 m.a), comenzó el levantamiento del Complejo Volcánico Cayambe (CVC); con el surgimiento de un volcán basal denominado viejo Cayambe. Luego de un periodo de quiescencia (de 0.6 m.a), aparece el edificio actual, nevado Cayambe como producto de los residuos eruptivos del viejo Cayambe (desde 0.4 m.a- Holoceno) (Guillier y Chatelain, 2006; Samaniego et al., 2005). El cerro Sarahurco, al contrario de las demás cumbres, no tiene origen volcánico y está formado por rocas antiguas de pizarra micácea y gneis (Wolf, 1975).

El Cayambe ha mostrado actividad eruptiva en los últimos 4000 años, donde se han registrado aproximadamente 20 erupciones (Samaniego et al., 2004a, 2004b). Alexander von Humbolt reportó su última erupción entre los años 1785 – 1786, la cual fue de tipo subglaciar pequeña y moderada, generando caídas de ceniza de 13 mm de espesor en la ciudad de Cayambe (Bernard y Samaniego, 2017; Vásconez, Hidalgo, Samaniego y Vásconez, 2017). Actualmente el nevado posee casquetes glaciares que tienen aproximadamente 15 km² de superficie y entre 30 – 50 m de espesor, los cuales descienden hasta los 4200 m s.n.m en el flanco oriental y hasta los 4600 m s.n.m en el flanco occidental (Castro et al., 2018; Detienne, 2017).

4.1.3 CLIMA

El área de estudio, está influenciada por la presencia del volcán Cayambe, así como también por los vientos y humedad procedentes de la región amazónica (Ministerio del Ambiente, 2009; GAD Pedro Moncayo, 2018). Existe una temporada seca, corta en los meses de junio, julio, agosto y septiembre y una temporada lluviosa y larga durante el resto del año (GAD Olmedo, 2015; GAD Pedro Moncayo, 2018). El sitio que cubre la zona del páramo de San Marcos tiene una precipitación media anual de 1000 mm y de 150 mm mensual mientras que la temperatura media anual tiene rangos que van desde los 6-16 °C. (Bermeo y Basantes, 2012; Torres, 2018).

4.1.4 VEGETACIÓN ACTUAL

En el estudio de Pantoja (2011) y de Bermeo y Basantes (2012) se evidencia que en el páramo de San Marcos existen cuatro tipos de vegetación (Figura 3): bosque siempre verde montano alto (2800-3600 m.s.n.m), páramo arbustivo (sobre los 3100 m s.n.m), páramo herbáceo (2800-4000 m.s.n.m) y páramo de almohadillas (4000-4500 m s.n.m) (Ministerio del Ambiente, 2013; Cerón, 2015). En total, se encontraron 150 spp. de plantas, donde se incluyen 13 spp. de orquídeas y 9 spp. son plantas endémicas.

Segun el MAE (2013), su clasificación es: Bosque siempreverde montano del Norte de la Cordillera Oriental de los Andes (2000-3000 m s.n.m), Bosque siempreverde montano alto del Norte de la Cordillera Oriental de los Andes (3000-3700 m s.n.m), Arbustal siempre verde y Herbazal del Páramo (3300-3900 m s.n.m), Herbazal del Páramo (3400-4300 m s.n.m) y Herbazal inundable de Páramo (3300-4500 m s.n.m).

Algunos de los árboles más importantes encontrados en esta área fueron: *Hedyosmum cumbalense* H. Karst. (Chloranthaceae R. Br. ex Sims), *Weinmannia pinnata* L. (Cunoniaceae R. Br.), *Ilex colombiana* Cuatrec. (Aquifoliaceae Bercht. & J. Presl), *Verbesina* sp. L. (Asteraceae Bercht. & J. Presl), *Symplocos fimbriata* B. Ståhl (Symplocaceae Desf.), *Buddleja pichinchensis* Kunth (Scrophulariaceae Juss.), *Miconia latifolia* (D. Don) Naudin (Melastomataceae Juss.), *Piper andreanum* C. DC. (Piperaceae Giseke), *Myrcianthes orthostemon* (O. Berg) Grifo (Myrtaceae Juss.) y *Hesperomeles obtusifolia* (Pers.) Lindl. (Rosaceae Juss.).

Los arbustos más frecuentes en el sitio son: *Diplostegium ericoides* (Lam.) Cabrera (Asteraceae Bercht. & J. Presl), *Baccharis arbutifolia* (Lam.) Vahl (Asteraceae Bercht. & J. Presl), *Pernettya prostrata* (Cav.) DC. (Ericaceae Juss.), *Brachyotum ledifolium* (Desr.) Triana (Melastomataceae Juss.), *Centropogon glabrifilis* (E. Wimm.) Jeppesen (Campanulaceae Juss.), *Arcytophyllum ericoides* (Willd. ex Roem. & Schult.) Standl. (Rubiaceae Juss.), *Lupinus pubescens* Benth. (Fabaceae Lindl.), *Hypericum laricifolium* Juss. (Clusiaceae Lindl.) y *Valeriana microphylla* Kunth (Caprifoliaceae Juss.).

La vegetación de páramo esta mayormente dominada por hierbas como: *Calamagrostis intermedia* (J. Presl) Steud. (Poaceae Barnhart), *Rhynchospora ruiziana* Boeckler (Cyperaceae Juss.), *Puya hamata* L.B. Sm. (Bromeliaceae Juss.), *Gentiana sedifolia* Kunth (Gentianaceae Juss.), *Gunnera magellanica* Lam. (Gunneraceae Meisn.), *Geranium reptans* R. Knuth (Geraniaceae Juss.), *Bomarea glaucescens* (Kunth) Baker (Alstroemeriaceae Dumort.), *Stellaria recurvata* Willd. ex D.F.K. Schldl. (Caryophyllaceae Juss.), *Lasiocephalus ovatus* Schldl. (Asteraceae Bercht. & J. Presl), *Phlegmariurus* spp. (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Rothm. (Lycopodiaceae P. Beauv. ex Mirb.)

El páramo de almohadillas está compuesto por: *Distichia muscoides* Ness & Meyen (Juncaceae Juss.), *Xenophyllum humile* (Kunth) V.A Funk (Asteraceae Bercht. & J. Presl), *Plantago rigida* Kunth (Plantaginaceae Juss.), *Azorella pedunculata* (Spreng.) Mathias & Constance (Apiaceae Lindl.), *Blechnum auratum* (Fée) R. M. Tryon & Stolze (Blechnaceae Newman), *Werneria nubigena* Kunth (Asteraceae Bercht. & J. Presl), *Niphogeton dissecta* (Benth.) J. F. Macbr. (Apiaceae Lindl.), *Lachemilla rivulorum* (Rothm.) Rothm. (Rosaceae Juss.), *Loricaria thuyoides* (Lam.) Sch. Bip. (Asteraceae Bercht. & J. Presl) y *Jamesonia goudotti* (Hieron.) C. Chr. (Pteridaceae E.D.M. Kirchn.)

4.1.5 ASENTAMIENTOS HUMANOS

La cultura Negativo del Carchi (1000 A.C– 470 D.C o 2000– 1480 años cal AP) junto con la confederación Caranqui-Kayambi-Otavallo (900 A.C. – 1534 D.C. o 1800–416 años cal AP) fueron las primeras civilizaciones en asentarse en la región sierra norte del Ecuador (Revelo y Tutillo, 2013; Pinto, 2014). Este último grupo, habría ocupado un territorio total de 500.000 ha: desde el norte, el río Chota-Mira; hacia el sur el río Guayllabamba; hacia el este, los pueblos de Pimampiro y Chapi; y por el oeste los de Quilca y Lita (Mendoza y Moncayo, 2012; Gualavisí, 2015). Su método de agricultura fue muy sofisticado pues utilizaron camellones para facilitar el riego de sus cultivos, lo cual indica un número de habitantes significativo dentro de la población (Becker y Tutillo, 2009; Mendoza y Moncayo, 2012; Carrillo, 2017). En el siglo XV, los incas trataron de invadir su territorio; ellos en su intento de evitar ser conquistados, lucharon por casi diecisiete años; sin embargo, fueron vencidos y sus cadáveres fueron arrojados a una

laguna que hoy se conoce como Yahuarcocha (Colinvaux et al., 1988; Becker y Tuttilo, 2009; Quinde, 2011).

4.2 FASE DE CAMPO

En el mes de junio del año 2014. Del bofedal ubicado, se extrajo un núcleo de sedimento con una longitud total de 126 cm. (Figura 4), con la ayuda de una barrena *Russian corer*. Porciones de 50 cm. de largo, fueron colocados por separado en tubos de PVC. Además, se realizó un análisis estratigráfico donde se describe el tipo de material y los cambios de color de todo el sedimento (Tabla 1). Posteriormente las muestras se envolvieron con plástico protector y fueron transportadas al Laboratorio de Paleoecología de la Escuela de Biología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, ciudad de Quito, en donde se las almacenó en un cuarto oscuro y frío a una temperatura de 4 °C para poder preservarlos y evitar su contaminación (Niemann y Behling, 2008; Rodríguez y Behling, 2012; Villota, et al., 2012).

4.3 FASE DE LABORATORIO

4.3.1 DATACIONES

Tres submuestras obtenidas a diferentes profundidades (50, 107 y 125 cm) que contenían material orgánico, fueron sometidas para datación de radiocarbono por medio de acelerador de espectrometría de masas (AMS), los análisis se realizaron en el Laboratorio Beta Analytic en Miami, Estados Unidos. La submuestra a mayor profundidad (125 cm) es la de mayor edad, mientras que las otras dos muestras son las de menor edad, conforme el núcleo de sedimento va perdiendo profundidad. En una hoja Excel se ingresaron estos datos, se realizó una regresión lineal y se obtuvo la curva edad profundidad. Las edades con ^{14}C se convirtieron a años calibrados antes del presente (años cal AP) utilizando la vida media de Libby (5568 años), donde se considera que el año 1950 D.C es el ‘presente’ (Ormaza, 2019). Asimismo, la fecha datada para la muestra más joven del sedimento fue (-65 cal años AP); tomando en cuenta el año (2014) que se extrajo el sedimento.

4.3.2 PROCESAMIENTO QUÍMICO

Se tomaron en total 63 submuestras (1 cm³) en intervalos de 2 cm cada una, a lo largo de todo el núcleo de sedimento. A cada submuestra se le añadió 1 tableta de *Lycopodium clavatum* L. con un número de esporas conocido de 20.848±1.546, (Finsinger, Tinner, y Hu, 2004; Niemann, Haberzettl y Behling, 2009). Esta técnica de uso de tableta como marcador exótico fue introducido por Stockmarr en 1972 y su principio se basa en la utilización de un taxón exótico de polen, espora o esferas de poliestireno que poseen un tamaño, número conocido y un aspecto determinado, distinto a los taxa que ocurren naturalmente dentro de la muestra de sedimento (Salgado-Labouriu y Rull, 1986; Mertens et al., 2009). Durante el estudio, los granos de polen son contabilizados al mismo tiempo que los marcadores; de esta forma se establece una relación numérica constante entre el polen nativo y el marcador exótico dentro de la muestra (Stockmarr, 1972; Fægri e Iversen, 1989). La finalidad de esta metodología, es conocer el número total de polen fósil, la cual está dada por la siguiente fórmula:

$$\text{Número total de polen fósil} = \frac{\text{polen fósil contado} \times \text{número total de marcadores}}{\text{marcadores contados}}$$

Una vez obtenido este resultado, también se puede calcular:

$$\text{Concentración de polen fósil} = \frac{\text{número total de polen fósil}}{\text{volumen muestra (cm}^3\text{)}}$$

$$\text{Tasa de acumulación} = \frac{\text{concentración de polen fósil}}{\text{tasa de sedimentación (año. cm)}}$$

A su vez, las submuestras fueron procesadas por el método químico estándar de análisis de polen (Fægri e Iversen, 1989) que cubren dos fases importantes: a) la eliminación de carbonatos y silicatos y b) la acetólisis. Se utilizó ácido clorhídrico (HCl), para remover carbonatos y también para derretir la tableta de *Lycopodium* (ya que sus esporas están comprimidas en carbonato de calcio). Para remover materia silíceas como arena, arcilla, etc., se usó ácido fluorhídrico (HF) (Fægri e Iversen, 1989; Seppä, 2013). Posteriormente en la acetólisis, se utilizó ácido acético (CH₃COOH) para deshidratar el material y luego se realizó una tinción con ácido sulfúrico (H₂SO₄) y anhídrido acético ((CH₃CO)₂O) (Ormaza, 2019). Esta técnica remueve la mayor parte de materia orgánica de

las muestras, por lo que se hace más fácil contabilizar una mayor cantidad de granos de polen (Fægri e Iversen, 1989). Como último paso, se hizo el montaje de cada submuestra en placas portaobjetos utilizando glicerina sólida. Finalmente se contabilizó bajo microscopio al menos 300 granos de polen por cada submuestra (al mismo tiempo se contaron las esporas).

4.3.3 IDENTIFICACIÓN DE POLEN Y ESPORAS

Para la correcta identificación de taxa se utilizó la base de datos de polen, así como también las placas de referencia del Laboratorio de Paleoecología de la Universidad Católica de Quito; además se usó la guía de polen del altiplano de Bogotá, Colombia publicada por Hooghiemstra (1984) y, asimismo, se manejó la base de datos del Departamento de Ciencias Biológicas del Instituto de Tecnología, Melbourne-Florida (Bush y Weng, 2006). Al mismo tiempo, se contabilizaron las partículas de carbón (hasta encontrar 100 marcadores de *Lycopodium clavatum* y se los clasificó en dos rangos: (i) 10-100 μm y (ii) $>100 \mu\text{m}$, método por el cual se pueden estimar las distancias de los incendios producidos (Carcaxillet et al., 2001; Sadori y Giardini, 2007), los incendios locales se refieren a carbón de mayor tamaño ($>100 \mu\text{m}$) mientras que las partículas de carbón de menor tamaño ($< 100 \mu\text{m}$) permiten la reconstrucción de incendios regionales (Millspaugh y Whitlock, 1995; Whitlock y Larsen, 2002). El conteo de carbón utilizando los marcadores de *Lycopodium*, sigue el mismo patrón que ya se explicó para el conteo de polen, puesto que de manera similar permite calcular su concentración y tasa de acumulación; su única diferencia es que en la fórmula en marcadores contados se coloca 100.

$$\text{Número total de carbón} = \frac{\text{partículas de carbón contado} \times \# \text{ total de marcadores}}{100}$$

4.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Todos los datos contabilizados de polen, esporas y carbón fueron ingresados al programa Easycount y luego exportados al software TILIA, en donde se calculó: la tasa de acumulación y concentración tanto de polen como de carbón y se asignó a los taxa un grupo ecológico diferente; además para cada submuestra se calculó la edad del sedimento

(Villota et al., 2014; Villota et al., 2017; Ormaza, 2019). Asimismo, se utilizó el software TILIAGRAPH para realizar dos diagramas diferentes; el primero muestra gráficamente en porcentajes los taxa de polen y esporas más representativas de cada ecosistema y el segundo representa la sumatoria de los taxa expresadas en porcentajes de cada grupo ecológico (Grimm, 1987; Bakker et al., 2008). La sumatoria de polen incluye árboles, arbustos, hierbas y polen de taxa indeterminados; aparte fueron incluidas esporas de *Isoëtes*, Lycophyta, Pteridophyta y Bryophyta (Villota 2010; Boada, 2013). De igual manera, se utilizó el programa CONISS (por las siglas en inglés Stratigraphically Constrained Cluster Analyses) para generar un dendrograma el cual facilitó la identificación de las zonas polínicas (Grimm, 1987; Frederick et al., 2018).

5. RESULTADOS

5.1 ESTRATIGRAFÍA

La estratigrafía del sedimento esta detallada en la Tabla 1 y su longitud total fue de 126 cm (Figura 4). Comenzando desde la parte inferior, 126 – 121 cm, el sedimento presenta materia orgánica altamente descompuesta. Entre los 121 – 105 cm existe una mezcla de material arcilloso y material vegetal. Desde 105 – 92 cm, el sedimento se vuelve de color beige y está principalmente dominado por ceniza volcánica y materia orgánica. Entre 92 – 87 cm, el sedimento es de color café oscuro y nuevamente tiene una combinación de material arcilloso y material vegetal. Desde 87 – 69 cm, se observa material descompuesto. Entre 69 – 64 cm, se evidenció una mezcla de ceniza volcánica y materia orgánica, con un cambio de coloración a café claro beige. Entre 64 – 62 cm se compone de material arcilloso con residuos. Desde 62 – 52 cm la tonalidad café-claro a beige revela presencia de ceniza volcánica y materia orgánica. Entre 52 – 37 cm se evidencia material arcilloso y material vegetal. A partir de los 37 cm hacia la superficie, el sedimento está compuesto por material arcilloso con residuos.

5.2 CRONOLOGÍA

La cronología del núcleo del sedimento de la Laguna de San Marcos está basada en tres dataciones de radiocarbono. La muestra datada cerca de la base del núcleo entre 125–126 cm de profundidad tiene una edad de 898 ± 98 cal (edad calibrada) años AP (antes del presente) y corresponde a la edad más antigua del sedimento; es decir, todo el registro de polen corresponde al Holoceno tardío. La segunda datación fue 107–108 cm de profundidad y tiene una edad de 708 ± 37 cal años AP. La última datación fue tomada 50–51 cm de profundidad y muestra una edad de 383 ± 82 cal años AP (Tabla 2). Se puede observar que las tres fechas de AMS muestran un modelo consistente de edad-profundidad (Figura 5). La tasa de sedimentación encontrada en el sedimento varía de 0,95–1,75 mm/año, con un promedio de 1,27 mm/año. Específicamente: 0,95 mm/año (910–702 años cal AP), 1,75 mm/año (702 a 383 años cal AP) y 1,12 mm/año (383 años cal AP–64 años AP).

5.3 DESCRIPCIÓN DEL DIAGRAMA DE POLEN

Se identificaron en total 52 taxa diferentes de polen y 9 tipos de esporas de los cuales solo fueron incluidos dentro del diagrama 39 taxa de polen y 8 de esporas cuya ocurrencia es mayor al 2% (5 de estas esporas fueron representadas juntas como sumatoria de Pterydophyta) (Figura 6 y 7, Tabla 3). A los taxa identificados se los clasificó en ocho grupos ecológicos de acuerdo a los tipos de vegetación presentes en el sitio de estudio: bosque montano bajo (BMB), bosque montano alto (BMA), subpáramo (SPA), páramo (PAR) e intervención humana (HUM), Lycophyta (LYC), Pterydophyta (PTE), Bryophyta (BRY) y además se incluyen taxa indeterminados (Niemann et al., 2009; Villota, 2010). Para esta clasificación se utilizó como referencia estudios palinológicos, hechos sobre todo en la zona centro-norte del Ecuador, donde están incluidas algunas disertaciones financiadas por la Universidad Católica del Ecuador (Moscol Olivera y Hooghiemstra, 2010; Boada, 2013; Villota et al., 2014; Défaz, 2016; López, 2016; Villota et al., 2017)

El dendrograma elaborado con el programa CONISS muestra cinco diferentes zonas polínicas: SMI-I, SMI-II, SMI-III, SMI-IV y SMI-V (Figura 7).

Zona San Marcos I (SMI-I) (126–104 cm, ca 909 – 685 años cal AP, 12 muestras) (Anexo 1, Figura 6 y 7). Los taxa de BMB (Bosque Montano Bajo) fueron los menos frecuentes (3–13%) de todos los grupos ecológicos; sin embargo, presentaron los valores más altos (de su porcentaje) registrados para este ecosistema en comparación a las demás zonas de tiempo; estuvo en su mayoría dominada por *Acalypha* con un porcentaje de 1–9%, Moraceae (1–4%) e *Ilex* con valores entre (1–2%). El BMA (Bosque Montano Alto) fue el segundo grupo más abundante (10–40%) y estuvo representado principalmente por *Symplocos* (1–29%) que formó un pico cuyo porcentaje fue el más alto de las cinco zonas, le siguen Rubiaceae (2–8%), Melastomataceae (2–6%), *Podocarpus* (1–5%), *Piper* y *Hedyosmum* con (1–4%), Solanceae y *Clethra* con (1–3%), finalmente los taxa *Alnus*, *Bomarea*, *Croton* y *Weinmannia* representaron un (1%) cada uno. El tercer grupo más abundante de taxa corresponde al SPA (Subpáramo) con un rango entre (2–35%) y se caracterizó principalmente por la presencia de Asteraceae (1–33%), comparten un porcentaje de (1–3%) *Calceolaria*, Ericaceae e *Hypericum*, finalmente *Polylepis* con 1% tuvo el porcentaje más bajo. Los taxa de PAR (Páramo) tuvieron los valores más altos para la zona temporal SMI-I (37–74%); el taxón que alcanzó la mayor abundancia es *Gunnera*

(1–46%) donde llegó a sus valores máximos en todo el registro, seguido por Cyperaceae (7–29%), Poaceae (4–19%) y *Plantago* (1–21%); Apiaceae y *Lupinus* presentaron valores entre 1–11%, *Puya* (1–6%), Gentianaceae (1–5%), Caryophyllaceae y Ranunculaceae compartieron (1–4%), Iridaceae (1–3%), mientras que *Geranium* y *Valeriana* tuvieron los valores más bajos con 1%. Los taxa de HUM (Intervención Humana) presentaron los valores más altos registrados en todo el sedimento en donde Amaranthaceae/Chenopodiaceae fue la familia más representativa (2–10%) seguida por *Rumex* (1–2%). Dentro de las esporas *Phlegmariurus* mostró valores de (1–24%), las esporas de Pterydophyta presentaron un rango de (3–9%), e *Isoëtes* un (2–12%), seguido por *Sphagnum* cuyos valores son menores (<1%).

Zona San Marcos II (SMI-II) (104–92 cm, ca 685–617 años cal AP, 6 muestras) (Anexo 1, Figura 6 y 7). Se caracterizó por una ligera disminución del BMB (1–8%) en relación a la zona anterior; ya que el porcentaje de *Acalypha* (1–2%) disminuyó; en cambio *Ilex* (2%) y Moraceae/Urticaceae (1–2%) se mantuvieron casi en los mismos rangos. El BMA continuó siendo el segundo más abundante y presentó un incremento (10–56%), principalmente existió un aumento en el polen de Rubiaceae (1–39%) y Solanaceae (1–23%) que en ambos casos alcanzaron los valores más altos de todas las zonas; además aumentó en la zona Myrtaceae (1–15%) y *Cervantesia* (2–10%); por otro lado Melastomataceae, *Symplocos* y *Podocarpus* redujeron sus valores a (1–2% cada una) mientras que la abundancia de los demás taxa como *Weinmannia* (2–3%), *Clethra* (1–3%), *Hedyosmum*, *Piper*, *Alnus* con (1–2% cada una) y *Croton* (2%) se mantuvieron constantes. En esta zona el porcentaje de SPA aumentó (6–43%) y alcanzó las cantidades más elevadas de todo el sedimento; el aumento se debe especialmente al incremento de *Calceolaria* (1–32%); seguido por Campanulaceae (2–3%); el resto de taxa representantes: Asteraceae (2–31%), Ericaceae (1–3%), *Hypericum* (1–2%) y *Polylepis* (2%) se mantuvieron en rangos parecidos. El PAR presentó un incremento y se mantuvo en primer lugar con (24–80%), pero la proporción de los taxa cambió debido al aumento considerable de polen en *Lupinus* (2–21%) y un leve aumento en *Geranium* (2–3%); se redujo la abundancia de *Gunnera* (1–32%) aunque este taxón presentó un aumento al final de la zona; disminuyeron Cyperaceae (2–23%), Poaceae (2–9%), *Plantago* (2–8%), Apiaceae (1–4%), y también Gentianaceae, *Puya*, Caryophyllaceae y Ranunculaceae que compartieron 1–2% cada una; mientras que la abundancia de *Nototriche* (2%), *Valeriana* (1–2%) e Iridaceae (1–2%) se mantuvieron en porcentajes bajos similares. Se redujo la

abundancia de los taxa de impacto humano (1–4%) debido a la reducción de polen en *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* (1–3%); el valor de *Rumex* permaneció constante (1–2%). *Phlegmariurus* mantuvo valores similares a la zona anterior (2–20%) e *Isoëtes* disminuyó su abundancia a (1–2%). En esta zona Pterydophyta y *Sphagnum* tuvieron los valores más altos de todo el registro donde mostraron un leve incremento (1–11%) y (2%) respectivamente.

Zona San Marcos III (SMI-III) (92–68 cm, ca 617–480 años cal AP, 12 muestras) (Anexo 1, Figura 6 y 7). El BMB presentó una abundancia media en relación a los otros períodos analizados para este ecosistema en el sedimento (1–8%), ya que no existieron cambios significativos en el polen de *Acalypha* (1–4%), *Moraceae/Urticaceae* (1–3%) e *Ilex* (1–2%). En relación al BMA en esta zona se presentó un pico con la mayor abundancia registrada en el sedimento (11–63%), debido al aumento significativo de *Myrtaceae* que alcanzó su mayor porcentaje en todo el sedimento (1–57%), asimismo aumentó levemente el polen de *Hedyosmum* (1–7%); por el contrario, el polen disminuyó de manera drástica en el caso de los taxa como *Rubiaceae* (1–6%) y *Solanaceae* (1–2%), mientras que no se evidenció cambios notables en los demás taxa: *Clethra* (1–5%), *Melastomatacea* y *Symplocos* (1–3% cada una), y con el 1% se encontró *Podocarpus*, *Croton*, *Alnus* y *Bomarea*; finalmente *Cervantesia* desapareció. Los taxa de SPA mostraron menor abundancia que en la zona anterior (6–20%) sobre todo porque *Asteraceae* (1–18%) y *Calceolaria* (1–2%) ya no presentaron altos picos; los porcentajes de *Campanulaceae* (4%) y *Ericaceae* (1–4%) e *Hypericum* (1%) permanecieron constantes, mientras *Polylepis* (<1%) apenas estuvo presente. Los taxa de PAR fluctuaron en un rango (30–71%), *Gunnera* disminuyó (1–19%) y también *Lupinus* (1–6%), *Geranium* bajó a 1% y *Nototriche* a <1%; sin embargo, hubo un aumento considerable de *Cyperaceae* (11–27%), *Plantago* (2–24%), *Poaceae* (4–16%), *Apiaceae* (2–15%) y *Puya* (1–7%); entretanto que *Gentianaceae* y *Ranunculaceae* (1–3% cada una), *Iridaceae* y *Valeriana* (1–2%) y *Caryophyllaceae* con (1%) presentaron valores bajos pero constantes. No existieron cambios significativos en HUM (1–5%) pues los valores de *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* (1–5%) permanecieron estables y el de *Rumex* (<1%) bajo. Las esporas de *Isoëtes* (2–10%) presentaron un notorio aumento en su porcentaje; las esporas de *Phlegmariurus* (1–27%) y Pterydophyta (1–9%) permanecen constantes y *Sphagnum* (1%) con un bajo porcentaje.

Zona San Marcos IV (SMI-IV) (68–36 cm, ca 480–249 años cal AP, 16 muestras) (Anexo 1, Figura 6 y 7). El BMB presentó su menor abundancia en el registro; *Acalypha* con (1–4%), y tanto Moraceae/Urticaceae (1–2%) como *Ilex* (1%) presentaron valores bajos. En el BMA hubo una disminución en su abundancia (10–22%) dada principalmente por el descenso significativo en el polen de Myrtaceae al 1%; también disminuyó *Clethra* (1–2%), *Hedyosmum* (1–5%) y *Symplocos* (1–4%); Melastomataceae, Solanaceae, *Podocarpus* y *Croton* presentaron porcentajes (1–3%) cada una, *Piper* (1–2%), *Weinmannia*, *Alnus* y *Bomarea* (1%) mantuvieron porcentajes relativamente estables. Se observó un aumento de SPA (3–36%) ocasionado principalmente por un gran incremento de polen en Asteraceae (2–31%) y Ericaceae (1–7%), presentando este último taxón los valores más altos de todas las zonas; sin embargo, *Hypericum* (1%) y *Calceolaria* (1–2%) no presentaron cambios; pero Campanulaceae y *Polylepis* desaparecieron. En el PAR se evidenció los rangos de abundancia más altos en todo el sedimento (45–80%) en comparación a la zona SMI-III, sobre todo debido al incremento de *Plantago* (5–60%), Apiaceae (2–22%) y Ranunculaceae (1–7%); sin embargo disminuyó el polen de *Gunnera* (1–5%) y *Puya* (1–4%), *Lupinus* (1–3%) disminuyó también; los valores de Cyperaceae (5–25%), Poaceae (3–15%) en promedio se mantuvieron constantes al igual que Gentianaceae (1–3%), Caryophyllaceae (1%), *Valeriana* y *Nototriche* con (1–2%) cada una; aumentaron ligeramente, Iridaceae y *Geranium* (1%) disminuyeron levemente. Los taxa de HUM no mostraron mayor cambio (1–4%), con Amaranthaceae (1–4%) y *Rumex* (1%). Respecto a las esporas, *Phlegmariurus* (1–40%) aumentó su porcentaje hacia el final de esta zona; por el contrario, *Isoetes* disminuyó su valor (1–6%) mientras que Pteridophyta (1–10%) y *Sphagnum* (<1%) no presentaron cambios relevantes.

Zona San Marcos V (SMI-V) (36–0 cm, ca 249–Presente, 18 muestras) (Anexo 1, Figura 6 y 7). El BMB aumentó ligeramente su abundancia (3–9%), se observó un pequeño incremento en Moraceae/Urticaceae (1–4%) mientras que los valores de *Acalypha* (1–4%) e *Ilex* (1%) permanecieron constantes en relación a la zona anterior. Hubo también un aumento en la abundancia del BMA (14–28%) debido al incremento de polen de Rubiaceae (3–15%), *Hedyosmum* (2–10%) y *Symplocos* (1–6%); aumentaron levemente Melastomataceae y Solanaceae con (1–4% cada una); el resto de taxa no presentaron mayor cambio *Weinmannia*, *Clethra*, *Piper*, *Alnus* y *Bomarea* con (1–2%) y finalmente *Podocarpus* y *Croton* con 1%. Existió una menor abundancia del SPA (8–21%) ya que hubo un descenso abrupto en Asteraceae (7–18%) seguido por Ericaceae (1–2%); mientras

que *Hypericum* (1–3%) y *Calceolaria* (1–3%) aumentaron levemente. Se evidenció que en esta zona, el PAR mostró su rango más bajo de todo el registro (43–63%) sobre todo por la disminución de la abundancia de *Plantago* (1–6%) y Ranunculaceae (1–4%); sin embargo Cyperaceae (5–32%) aumentó notablemente; la mayoría de los taxa mantuvieron valores similares a la zona anterior, Apiaceae (4–24%), Poaceae (2–13%), Gentianaceae (1–5%), *Gunnera* y *Puya* con (1–4%), *Nototriche* (1–3%), *Lupinus*, Caryophyllaceae y *Valeriana* (1–2%) cada una, finalmente Iridaceae y *Geranium* (1%) cada una. Los taxa de HUM aumentaron su porcentaje (3–10%), a niveles similares a los de la zona SMI-I; el polen de Amaranthaceae/Chenopodiaceae (2–10%) aumentó y *Rumex* presentó valores de (1–3%). Hubo un aumento notable en las esporas de *Phlegmariurus* (8–52%) e *Isoetes* (1–17%) con los valores más altos de todo el perfil; en cambio Pterydophyta (1–9%) y *Sphagnum* (<1%) no presentaron variación en relación a periodos anteriores.

Con respecto a la concentración y tasa de acumulación de polen y carbón, se obtuvo que: la concentración de polen comprendió un rango de 836 – 15520 granos/cm³ mientras que la tasa de acumulación fue de 147 – 2722 (granos/cm²/año). La concentración de carbón de 10-100 µm (C1) fue de 208 – 394444 partículas/cm³; estos valores fueron mayores en las zonas I, III y IV; la concentración de carbón > 100 µm (C2) fue de 208 – 8965 partículas/cm³, mostrándose las concentraciones más altas en las zonas I y IV. Con respecto a la tasa de acumulación, en (C1) varía entre 37 – 53879 partículas/cm²/año mientras que (C2) varía entre 20 – 1225 partículas/cm²/año (Figura 7).

6. DISCUSIÓN

El registro de polen (SMI-I), que fue obtenido a una altura de 3.521 m s.n.m. trae evidencia de los cambios del clima y la vegetación que se han producido a nivel local en el páramo de San Marcos, en el flanco nororiental del volcán Cayambe, así como también a nivel regional. Como se puede evidenciar en el registro, el sitio de estudio ha sido un páramo desde el Holoceno tardío 909 cal años AP hasta la actualidad. Sin embargo, tanto el páramo el subpáramo y el bosque montano alto poseen una llamativa variación en su composición; puesto que en cada zona polínica los taxa tienden a aumentar o disminuir conforme las condiciones ambientales cambian a lo largo del tiempo. Dentro del registro además se observó episodios que coinciden con eventos importantes como: el Óptimo Climático Medieval (OCM) (zona SMI-I y SMI-II), las erupciones volcánicas (zona SMI-II y SMI-IV), la Pequeña Edad de Hielo (LIA) (zona SMI-IV) y el calentamiento global (zona SMI-V) (Figura 6 y 7).

El complejo *Amaranthaceae/Chenopodiaceae*, es un indicador de presencia humana (Behling, Negret y Hooghiemstra, 1998; Marchant et al, 2002) y estuvo presente a lo largo de todo el registro (en todas las zonas polínicas). Sin embargo, hubo dos lapsos de tiempo donde su abundancia fue mayor, reflejados en el diagrama de porcentaje de polen (Figura 6) El primero ocurrió en la zona temporal SMI-I (909 – 685 años cal AP) y el segundo hacia el final del registro en SMI-V (249 años cal AP–presente) (ir a sus respectivos periodos para ver la discusión). Por otro lado, estos picos van disminuyendo desde los 685 hasta los 300 años cal AP (zona SMI-II, SMI-III y SMI-IV). Se describen tres posibles explicaciones por las cuales haya bajado su representación. Durante el periodo II, ocurrida entre los años 685 – 617 años cal AP, este grupo fue mayormente afectado por la erupción volcánica (Samaniego, Monzier, Robin y Hall, 1998; Samaniego et al., 2004b). En cambio, a partir de los 487 años cal AP aproximadamente, empezó la conquista Inca, comenzando por la parte sur del Ecuador, la cual fue verdaderamente rápida (Pohle, 2008), mientras que hacia el norte existió bastante resistencia por parte de los grupos Caranqui- Kayambi-Otavalo (Meyers, 1998), que tras años de una guerra intensa provocó un bajón poblacional devastador en Cayambe (Becker y Tuttilo, 2009). Asimismo, la conquista española en el siglo XVI (1.532 D.C) pudo haber causado un descenso en la población indígena ya que trajo consigo las enfermedades del viejo mundo (Berrío, Hooghiemstra, Marchant y Rangel, 2002; Niemann y Behling, 2008; Niemann y Behling, 2009).

6.1 Período I, ca. 909 – 685 años cal AP (SMI- I)

Durante este periodo la vegetación del sitio estuvo dominada mayoritariamente por páramo herbáceo (PAR), lo que indica que este fue el tipo de vegetación más importante en los alrededores de la laguna de San Marcos. Al parecer las condiciones ambientales durante este ciclo fueron cálidas y secas, lo cual puede tener relación con la iniciación del OCM (Óptimo Climático Medieval) (Mann, 2002a; Ledru, 2013). Gracias a este entorno cálido, se evidencia una representación importante para los ecosistemas de tierras más bajas como el bosque montano alto (BMA) y bosque montano bajo (BMB) (Di Pasquale et al., 2008; Niemann y Behling, 2008) (Figura 6 y 7).

Dentro del BMB, *Acalypha* fue el taxón mejor representado; llegando a su registro más alto en todo el sedimento. Esto puede ser debido a que este género corresponde a un tipo de vegetación favorecida cuando las condiciones ambientales son secas; asimismo nos puede dar indicios que la zona de estudio estuvo moderadamente perturbada (Marchant et al., 2002; Défaz, 2016). De igual manera, su alta representación de polen podría estar relacionada a su forma de dispersión por medio del viento; de esta forma puede alcanzar largas distancias desde altitudes más bajas (Hansen y Rodbell, 1995; Gosling, Mayle, Tate y Killen), como también lo hace Moraceae/Urticaceae (Bush y Rivera, 2001; Marchant et al., 2002).

Los elementos más importantes en el BMA fueron *Symplocos*, Rubiaceae, *Podocarpus* y *Hedyosmum*. Tanto *Symplocos* como *Podocarpus* alcanzan sus valores más altos en todo el sedimento; estos taxa son árboles característicos de los bosques andinos y pueden estar presentes sobre la línea de bosque (Marchant et al., 2002; Rodríguez y Behling, 2012). En el estudio de Brunschön y Behling (2009) se menciona que una proporción alta en *Podocarpus* podría demostrar un movimiento ascendente en la línea superior de bosque lo que potencialmente trae evidencia del aumento de temperatura y un entorno más cálido (Villota et al., 2012). *Hedyosmum* también es un taxón que puede ser favorecido cuando existe calentamiento en el ambiente (Wille et al., 2002; Rodríguez y Behling, 2012); sin embargo, su baja representación se debe principalmente a la baja presencia de humedad; lo que ocurre también con Rubiaceae (Hansen y Rodbell, 1995; Marchant et al., 2002; Villota y Behling, 2013). *Piper* un género pionero del BMA, confirma la existencia de disturbios en la zona (Marchant et al., 2002; López, 2016).

Una alta abundancia en el SPA (subpáramo) está reflejada por una posible sobrerrepresentación de la familia Asteraceae, probablemente algunos géneros de esta familia se benefician del viento (anemofilia) para trasportar su polen (Bush, 1995; Hofstede, Lips y Jongsma, 1998; Gosling et al., 2009). Aunque las condiciones secas durante este periodo pudieron haber influenciado un mejor establecimiento de este taxón (Reese y Liu, 2005; Ledru et al., 2013).

Los altos valores en el PAR se reflejaron mayoritariamente por la alta abundancia de *Gunnera*, Cyperaceae y Poaceae. El género *Gunnera* estuvo mayormente representado al inicio de la zona; suele indicar presencia de agua estancada o pantanos, pues coloniza perfectamente estos sitios (Moscol Olivera y Hooghiemstra, 2010; Défaz, 2016), lo cual podría indicarnos que el nivel de la laguna San Marcos pudo haber estado más alto; pero debido a las condiciones climáticas secas, posiblemente debido a una baja precipitación, fue retrocediendo (Niemann, y Behling, 2009; Villota, et al., 2014); asimismo un bajo nivel en el agua permitió un buen establecimiento de Cyperaceae durante todo el periodo además de la presencia de *Isoëtes* hacia el final de la zona (Chepstow-Lusty, Frogley, Bauer, Bush y Herrera, 2003; Brunschön y Behling, 2009; Niemann y Behling, 2009). Los bajos valores de *Phlegmariurus* y Apiaceae, nos podrían indicar baja afluencia de humedad en el ambiente (Marchant et al, 2002; Hansen et al., 2003); que coinciden también con porcentajes importantes para Poaceae, pues es una familia que representa condiciones secas en el ambiente (Jantz y Behling, 2012; Ormaza, 2019). Además, se observó que hacia el final del intervalo aumenta ligeramente su porcentaje luego de los incendios (Marchant et al., 2002; Niemann y Behling, 2010).

La presencia de material altamente descompuesto entre los 121–126 cm (Figura 6 y 7), además de una baja tasa de sedimentación (0,95 mm/año) durante este intervalo, ratificó la presencia de un ambiente de clima más cálido y seco (Coûteaux, Sarmiento, Bottner, Acevedo y Thiéry, 2002); ya que estas condiciones producen mayor sensibilidad en la descomposición de la turba y a su vez disminuyen la tasa de sedimentación (Villota, 2010; Jantz y Behling, 2012).

El porcentaje del complejo de Amaranthaceae/Chenopodiaceae alcanzó los valores más altos en el registro. Este grupo es indicador de presencia humana y de sitios cultivados (Behling, Negret y Hooghiemstra, 1998; Marchant et al., 2002; Chepstow-Lusty et al.,

2003); lo cual fue corroborado con la presencia de quemas dentro de esta época pues se evidenció que entre los 740 – 719 años cal AP hubo una alta acumulación de carbón por lo que se estima que existieron incendios tanto a nivel regional como local (Ohlson y Tryterud, 2000; Whitlock y Larsen, 2001;). Estos incendios pudieron haber sido causados por la confederación Caranqui-Kayambi-Otavalo, ya que se tiene registro de su asentamiento en la región norte del Ecuador a partir de los 900 A.C, donde se incluye el territorio de Cayambe y el norte de la ciudad de Quito (Becker y Tuttillo, 2009; Revelo y Tuttillo, 2013).

6.2 Periodo II, ca. 685 – 617 años cal AP (SMI- II)

Dentro de este periodo ocurrió una erupción volcánica (Samaniego et al., 2004a, 2004b). A pesar de que la vegetación de PAR tuvo porcentajes muy altos en los extremos del intervalo (llegando al 80%); hacia la mitad de la zona, este grupo ecológico decreció abruptamente hacia un 24%. Esto probablemente por la caída de ceniza en el sitio mismo de estudio. Sin embargo, para el BMA y el SPA ocurrió lo contrario pues experimentaron una expansión significativa en su representación. A diferencia del periodo I las condiciones ambientales dentro del sitio fueron húmedas, aunque todavía permanece un clima cálido, que corresponde a la fase final del OCM (Mann, 2002a; Ledru, 2013) (Figura 6 y 7).

Este periodo experimentó un cambio notable en la composición florística, pues la erupción volcánica dejó un depósito de ceniza dentro del sedimento entre los 92–105 cm (Figura 6 y 7, Tabla 1). Según los registros de erupciones en el volcán Cayambe puede corresponder a uno de los cinco eventos importantes dentro del tercer periodo de actividad eruptiva del volcán entre 680–650 años AP (fechas que están dentro de las dataciones definidas para la muestra de sedimento), esta erupción fue de tipo moderada (Samaniego, Monzier, Robin y Hall, 1998; Samaniego et al., 2004b). De igual manera la capa de ceniza puede corresponder a una erupción de origen más lejano proveniente del volcán Quilotoa, ocurrida entre los 750 – 680 años AP; se conoce que tal fue la magnitud de la explosión que sus cenizas llegaron a cubrir un área mayor a 42.000 km² (Marocco, Mora y Bustos, 1994; Mothes et al., 1998; Hall y Mothes, 2008a; Mothes y Hall, 2008).

En el diagrama de sumatorias (Figura 7) se evidenció que tanto la concentración de polen (rango de 836–12686 granos/cm³) como la tasa de acumulación de polen (rango de

147–2225 granos/cm²/año) mantuvieron la representación más baja en todo el registro, especialmente a los 96 cm., se encontraron menos de 300 granos de polen (Figura 7). Probablemente esta erupción perjudicó mucho más el área correspondiente al páramo, lo cual se reflejó dentro del diagrama de sumatorias (Figura 7); aunque no se puede saber con exactitud en qué medida, ya que no necesariamente la abundancia de páramo pudo haber bajado, sino que la presencia de ceniza pudo haber evitado la conservación del polen. La esporopolenina que es el componente principal de la capa más externa del polen (exina), pudo haberse destruido (Domínguez, Mercado, Quesada y Heredia, 1999; Mackenzie, Boa, Taboada, Atkin y Sathyapalan, 2015). En las investigaciones de López (2016) y Ormazábal (2019) se evidenció que la presencia de ceniza impidió la conservación del polen.

Se evidenció que el BMB bajó su proporción sobre todo por el decrecimiento que tuvo el polen de *Acalypha* y del complejo Moraceae/Urticaceae. Por otra parte, el BMA presentó un incremento significativo con una mayor diversidad, lo cual se puede atribuir a las condiciones húmedas y cálidas que pudieron haber favorecido al crecimiento y abundancia del mismo (Brunschön y Behling, 2009; Moscol Olivera y Hooghiemstra, 2010). En su mayoría el BMA estuvo representado por árboles y arbustos de Rubiaceae, Solanaceae y Myrtaceae. La familia Rubiaceae es un taxón muy dominante cuando las condiciones en el sitio son húmedas (Marchant et al., 2002; Défaz, 2016; López, 2016) lo cual es corroborado con la abundancia de esporas de *Phlegmariurus* (Hansen et al., 2003; Niemann y Behling, 2008). Por otro lado, se observó que Melastomataceae y *Hedyosmum* bajan ligeramente su abundancia, posiblemente debido a un mejor establecimiento de las familias Solanaceae y Myrtaceae; que aumentaron su producción de polen en relación a la zona temporal SMI-I (Figura 6) y a su vez con el apareamiento de *Cervantesia*, la cual suele ser encontrada en la zona de transición entre el bosque montano y el páramo (Beltrán et al., 2009; CELEC EP, 2011).

El subpáramo (SPA) alcanzó las cantidades más elevadas dentro de todo el sedimento, siendo sus representantes más importantes *Calceolaria* y Asteraceae. El género *Calceolaria*, es una hierba o arbusto indicador de humedad, que crece en espacios abiertos entre los bordes de bosque y el páramo, aunque también se localiza muy cerca de lechos de ríos (Marchant et al, 2002; Vargas, 2002; Romoleroux, Cárate-Tandalla, Erler y Navarrete, 2019). Los árboles y arbustos de Asteraceae mantuvieron rangos parecidos al periodo I.

La abundancia del PAR bajó notablemente sobre todo en las familias Cyperaceae, Poaceae y Apiaceae. En cambio, el género *Lupinus* estuvo bien representado al inicio de la zona, este taxón se caracteriza por ser una planta pionera y poseer alta resistencia al estrés abiótico (Barney, 2011; Darris y Young-Mathews, 2012). Morris y Wood (1989) mencionan que *Lupinus* demuestra ser un taxón colonizador luego de una erupción volcánica. Asimismo, la escasez de esporas en *Isoëtes* junto con la presencia de *Sphagnum* revelaron que los cuerpos de agua poco profundos pudieron haberse secado y fueron reemplazados por superficies de lodo (Bakker et al, 2008; Gosling, Bush, Hanselman y Chepstow-Lusty, 2008; Villota et al., 2014).

Con respecto al periodo anterior, el polen de Amaranthaceae/Chenopodiaceae disminuyó, así como también se reflejaron bajas concentraciones de ambos tipos de partículas de carbón; por lo que se puede inferir que la frecuencia de incendios a nivel regional y local fueron escasos (Carcaillet et al., 2001; Whitlock y Larsen, 2001). Esto pudo deberse principalmente al evento eruptivo que pudo haber ocasionado devastación en la vegetación, los campos agrícolas, así como también en los asentamientos humanos en el área de Cayambe, y que posteriormente causó el desplazamiento humano hacia otras áreas menos afectadas (Keller y Blodgett, 2007; GAD Olmedo, 2015; Bernard y Samaniego, 2017; Torres, 2018). Durante el Holoceno se describen varios eventos eruptivos en el Ecuador que tuvieron fuertes impactos en el desarrollo de las culturas indígenas precolombinas (Hall y Mothes, 2008b; Mothes y Hall, 2008).

6.3 Periodo III, ca. 617 – 480 años cal AP (SMI- III)

Este periodo se caracterizó por la recuperación y el restablecimiento en general del PAR luego de la erupción volcánica, llegando nuevamente a ser el tipo de vegetación mejor representado, seguido por los taxa de BMB, BMA y SPA que mantuvieron porcentajes importantes. Al igual que el periodo anterior, se mantuvieron condiciones ambientales húmedas, las que tienden a disminuir hacia el final de la zona, cuando el clima parece volverse también más frío. Hubo un gran aumento en la tasa de acumulación y la concentración de polen (Figura 7), que posiblemente apunte a una mayor producción de la biomasa vegetal (Bush et al., 2005; Moscol Olivera y Hooghiemstra, 2010) (Figura 6 y 7).

El BMB estuvo representado principalmente por *Acalypha*. Por otra parte, El BMA presentó un cambio en su composición; disminuyó la abundancia de Rubiaceae y Solanaceae y aumentó la de *Hedyosmum* y Myrtaceae. Hacia el final de la zona, Myrtaceae presentó un pico muy llamativo, que puede estar asociado con el depósito de ceniza, pues durante la erupción representada en el periodo anterior, igualmente existió un aumento importante. Se conoce que varias especies del género *Eucalyptus* tienen la capacidad de colonizar favorablemente sitios con actividad volcánica reciente (Acosta-Solis, 1949; Orwa, Mutua, Kindt, Jamnadass y Simons, 2009); sin embargo, la introducción de este taxón al Ecuador comenzó a partir de 1.865 D.C (Acosta-Solis, 1949; Pruna, 2014). Estos datos posiblemente apunten a que otros géneros dentro de esta familia, que estuvieron presentes en el sitio de estudio podrían compartir esta característica. Posiblemente puede ser polen proveniente del género *Myrteola*, *Myrcianthes* o *Eugenia*, que son componentes importantes de los bosques altoandinos que limitan con el PAR (Ministerio del Ambiente, 2013; Jørgensen y León-Yáñez, 1999).

Se observó una proporción más baja en el SPA tras el decrecimiento que presenta Asteraceae, probablemente debido al aumento en la humedad (Reese y Liu, 2005; Ledru et al., 2013) lo cual estuvo reflejado en los porcentajes altos de *Phlegmariurus* (Niemann y Behling, 2010; Villota et al., 2014), que estuvieron mayormente expresados desde 600-540 cal años AP; pero que disminuyeron hacia el final del periodo. La alta ocurrencia de taxa semi-acuáticos en la vegetación de PAR como: Cyperaceae, *Plantago*, *Gunnera*, Apiaceae e *Isoëtes* (Marchant et al., 2002; Hansen et al., 2003; Moscol Olivera y Hooghiemstra, 2010) sugieren condiciones frías y húmedas (Ormaza, 2019; Wille et al., 2002), así como también presencia de pantanos y cuerpos de agua poco profundos en el sitio de estudio (Almeida-Lenero, Hooghiemstra, Cleef y van Geel, 2005; Niemann y Behling, 2010; Defaz, 2016).

Un aumento significativo en las partículas de carbón de tamaño pequeño (C1) entre los 617 – 600 años cal AP, indicarían potencialmente presencia de fuegos a nivel regional (Carcaillet et., 2001; Sadori y Giardini, 2007). Por otro lado, no se evidenciaron quemadas a nivel local, probablemente debido a la alta humedad en el ambiente (Hansen et al., 2003; Di Pasquale et al., 2008); lo que concuerda además con la baja representación de Amaranthaceae/Chenopodiaceae y sugieren ausencia de actividad antropogénica en el área de estudio (Défaz, 2016; Villota y Behling, 2013).

6.4 Periodo IV, ca. 480 – 249 años cal AP (SMI- IV)

Las condiciones ambientales fueron menos húmedas en comparación al periodo anterior. Sin embargo, el ambiente parece volverse frío porque hubo una expansión importante para el PAR y un aumento en el SPA; además se evidenció que el BMB y el BMA presentan el porcentaje más bajo de todo el registro. Las condiciones climáticas frías presentes durante este periodo pueden estar relacionadas con el evento de LIA (Pequeña Edad de Hielo) (Mann, 2002b; Wanner et al., 2008), el cual encaja con los años establecidos para este intervalo de tiempo (Figura 6 y 7).

Durante este intervalo se incluyen dos secciones de ceniza volcánica, el primero entre 52 – 62 cm y el segundo entre 64 – 69 cm (Tabla 1) (Figura 6 y 7); que podrían corresponder a una erupción del Guagua Pichincha ocurrida en el siglo XV, entre 545 – 435 años AP (Hall y Mothes, 2008b; Robin, Samaniego, Le Pennec, Mothes y Van Der Plicht, 2008); sin embargo, es difícil saber con exactitud su procedencia pues varias erupciones volcánicas ocurrieron simultáneamente durante esta época, no solo en Ecuador sino a nivel mundial, lo cual constituye otra de las peculiaridades encontradas en LIA (Barba, Robin, Samaniego y Eissen, 2008; Wanner et al., 2008). Al inicio de este intervalo de tiempo, la concentración y tasa de acumulación de polen es muy baja, así como ocurrió en el periodo II (Figura 7); sin embargo, no se evidenció que esta erupción tenga algún impacto sobre los grupos ecológicos.

El BMB se caracterizó por una disminución en la proporción de Moraceae/Urticaceae. El BMA baja un poco su proporción; así, los árboles y arbustos más abundantes durante todo el intervalo fueron Rubiaceae y *Hedyosmum*, mientras que *Symplocos* parece establecerse mejor hacia el final del periodo. El hecho de que los bosques montanos hayan mostrado el porcentaje más bajo en todo el registro, sugiere que hubo disminución en la temperatura, además que la línea superior de bosque pudo haberse encontrado en elevaciones más bajas (Wille et al., 2002; Niemann y Behling, 2008; Niemann et al., 2009).

Entre los 480 – 410 años cal AP, el PAR alcanzó los valores más altos registrados en todo el sedimento debido a la ocurrencia significativa en las almohadillas de *Plantago* y la presencia de Cyperaceae (Bosman, van der Molen, Young y Cleef, 1993; Villota et al.,

2012; López, 2016), ambos taxa sugieren que existían condiciones frías en el ambiente (Niemann y Behling, 2008; Niemann et al., 2009; Villota et al., 2014), además de espacios húmedos y parcialmente inundados como remanentes del periodo anterior (Marchant et al., 2002; Villota et al., 2017). La abundancia de *Plantago*, está claro que aumentó; pero una sobrerrepresentación de este taxón podría ocurrir relacionada a su tipo de polinización con la ayuda del viento (Bush, 1995; Moscol Olivera et al., 2009).

En el SPA se evidenciaron los porcentajes más altos para Ericaceae y Asteraceae en todo el registro, ello podría indicarnos que los arbustos de subpáramo estuvieron muy bien establecidos en esta época y su polen llegó hasta la zona de deposición en el pantano de páramo, objeto de este estudio (Bakker et al., 2008; Niemann et al., 2009). Hubo un pico llamativo de Poaceae y muy marcado de Asteraceae entre los 406 – 383 años cal AP, que coincide con la disminución en abundancia de *Plantago*. Ello podría indicarnos una menor humedad del suelo (Reese y Liu, 2005; Boada, 2013; Ledru et al., 2013), lo cual fue corroborado con una pobre manifestación que tuvo *Phlegmariurus* e *Isoëtes* (Wille et al., 2002; Flantua et al., 2016) por esta misma razón, *Gunnera* y Cyperaceae presentan perfiles más bajos comparados con el periodo anterior (Hansen et al., 2003; Villota y Behling, 2013).

A partir de los 394 –365 años cal AP, los incendios locales y regionales se volvieron frecuentes, puesto que se observaron los porcentajes más altos en todo el registro para ambos tipos de carbón (Kangur, 2002; Finsinger et al., 2004); los cuales pudieron haber sido de origen antropogénico porque se observó un pequeño incremento de Amaranthaceae/Chenopodiaceae en la parte superior del intervalo (Behling et al., 1998; Jantz y Behling, 2012). Poaceae y *Puya* parecen aumentar su abundancia hacia el final del intervalo y podría tratarse de una respuesta a estos eventos (Marchant et al., 2002; García-Meneses, 2012).

6.5 Periodo V, ca. 249 años cal AP – Presente (SMI- V)

Las condiciones ambientales durante este periodo se caracterizaron por ser las más húmedas dentro de todo el registro y además parecen volverse más cálidas hacia el presente. Se observó que el PAR y el SPA tuvieron tendencia a la disminución, mientras que el BMB y el BMA presentaron un aumento paulatino (Figura 6 y 7).

La proporción de BMB presentó un pequeño incremento en Moraceae/Urticaceae. El BMA reveló una tendencia al aumento a medida que nos acercamos hacia el presente, el mismo que estuvo representado principalmente por Rubiaceae, *Hedyosmum* y *Symplocos*. Estas taxa son favorecidos cuando las condiciones en el ambiente son cálidas y húmedas (Marchant et al, 2002; Bakker et al., 2008). Un buen establecimiento de *Symplocos* sugiere madurez en el bosque (Marchant et al., 2002), mientras que el incremento de *Hedyosmum* da indicios de que posiblemente la línea de bosque se desplazó hacia elevaciones más altas (Bakker et al., 2008; Di Pasquale et al., 2008; Niemann et al., 2009). Estos resultados son muy semejantes al estudio de López (2016), donde observó que en los últimos 250 años existió una disminución en el PAR; que se atribuye al ascenso de los bosques montanos por el cambio climático (Brunschön y Behling, 2010).

El SPA expuso proporciones más bajas tras el decrecimiento de Asteraceae, a pesar de ello continúa siendo el elemento más dominante. Por otro lado, el polen de *Calceolaria* e *Hypericum* se volvió frecuente durante todo el intervalo; quizá debido a su asociación con la humedad (Reese y Liu, 2005; Villota y Behling, 2013). Por otra parte, una mayor presencia de *Hypericum* podría indicarnos que la composición del páramo está degradándose, pues este taxón tiende a sustituir su estructura (Brunschön y Behling, 2009). Esto posiblemente refleje que los arbustos y árboles pequeños se están volviendo más comunes en el sitio de estudio (Marchant et al., 2002; Moscol Olivera y Hooghiemstra, 2010).

El PAR presentó su rango más bajo de todo el registro, principalmente por la disminución que tuvo *Plantago*. Desde los 249 – 100 años cal AP las condiciones húmedas fueron mucho mayores, reflejadas principalmente en los altos porcentajes encontrados en las esporas de *Phlegmariurus* e *Isoëtes* (Brunschön y Behling, 2009; Rodríguez y Behling, 2012) así como también por la abundancia significativa hallada en el polen de Cyperaceae y Apiaceae (Wille et al., 2002; Jantz y Behling, 2012); los cuales alcanzaron sus máximos valores en todo el registro. Conjuntamente se han desarrollado plantas herbáceas como Gentianaceae y Ranunculaceae cuyos porcentajes se mantienen constantes durante todo el intervalo y sugieren condiciones húmedas en el ambiente (Jantz y Behling, 2012; López, 2016). Todos los taxa mencionados anteriormente excepto Gentianaceae, sugieren la presencia de suelos inundados y algo pantanosos (Marchant et al., 2002; Défaz, 2016).

Desde los 100 años cal AP hasta el presente las condiciones húmedas tienden a disminuir, lo cual se evidencia por la pérdida de casi un 30% en la abundancia de *Phlegmariurus* (López, 2016; Ormaza, 2019). Asimismo, la baja proporción de *Isoëtes* y de Cyperaceae nos da indicios de que el ambiente se está tornando más seco, y los sitios pantanosos y los cuerpos de agua están perdiéndose gradualmente (Hansen y Rodbell, 1995; Bush et al., 2005; Boada, 2013). Del mismo modo, Poaceae tendió al aumento hacia el final de la zona, debido a estas condiciones (Niemann y Behling, 2008; Frederick et al., 2018).

Se evidenció que las actividades antropogénicas aumentaron, pues se observaron los valores más altos en el registro para el complejo Amaranthaceae/Chenopodiaceae, lo que sugiere que probablemente la agricultura se ha vuelto más frecuente en los últimos años (Hansen et al., 2003; Brunschön, Haberzettl, y Behling, 2010). A pesar de ello los fragmentos en ambos tamaños de partículas de carbón son escasas, posiblemente debido a la alta presencia de humedad (Di Pasquale et al., 2008; Jantz y Behling, 2012; Ormaza, 2019). Además, la zona de la laguna de San Marcos está altamente influenciada por actividades relacionadas a la construcción del canal de riego Cayambe-Pedro Moncayo (Figura 2) (Collaguazo, 2014; GAD Pedro Moncayo, 2018).

6.6 COMPARACIÓN CON OTROS ESTUDIOS

Al inicio del primer periodo, se evidenció una alta presencia de *Gunnera*; por lo que se estima que existió previamente un episodio húmedo que al parecer tiene simultaneidad con la parte final de un evento de inundación ocurrido en la Amazonía ecuatoriana (provincia de Sucumbíos) entre los 1300–800 años cal AP (Colinvaux Frost, Frost, Liu y Steinitz-Kannan, 1988); este suceso no tuvo un efecto solo a nivel local, sino a nivel regional como también se puede evidenciar en el estudio de Colinvaux et al. (1988) donde la Laguna de Yambo aumenta el nivel de sus aguas, así como también la abundancia de plantas que crecen en presencia de pantanos.

Durante los periodos (I y II), los más antiguos del sedimento, ocurrió el OCM (Óptimo Climático Medieval 909–617 años cal AP). Esta fase de incremento en la temperatura combinado con un aumento de los bosques montanos y una disminución del páramo, también se puede encontrar en estudios alto andinos en Ecuador; por ejemplo en el

páramo del Ángel (701–250 años cal AP), páramo de Papallacta (950–400 años cal AP), volcán Chimborazo (1000–400 años cal AP) y el páramo del Cajas (1243–514 años cal AP) (Ledru et al., 2013; Défaz, 2016; López, 2016; Ormaza, 2019), es indudable que este suceso presenta diferencias en el tiempo para cada sedimento que podrían haber ocurrido en respuesta no solo al OCM sino a otros cambios ambientales locales. Asimismo, un análisis de polen realizado en el Parque Nacional Yasuní reportó condiciones relativamente secas después de una previa inundación (1000 años cal AP–actualidad) (Weng, Bush y Athens, 2002). De igual manera, se ha registrado un periodo de aridez en la laguna de Marcacocha-Perú, que se ve reflejado principalmente en temperaturas elevadas, menor precipitación y una preferencia hacia el cultivo de maíz (taxón con mayor adaptación a condiciones secas) a partir de los 1050 años cal AP (Chepstow-Lusty et al., 2003). Por el contrario, en la Reserva Ecológica Guandera (910–520 cal años AP) la línea superior de bosque llegó a elevaciones más bajas, debido a una mayor expansión en la vegetación de páramo; además no se evidenciaron actividades antropogénicas y solamente se registraron fuegos a nivel regional (Bakker et al., 2008).

El principio de las condiciones climáticas frías y húmedas, se presentaron durante el tercer periodo (685 – 617 cal años AP). Estas condiciones también fueron compartidas en el páramo del Guagua Pichincha (732–500 cal años AP), donde el PAR fue la vegetación dominante, reflejada principalmente en la abundancia de Cyperaceae y Poaceae (Boada, 2013). Hacia el cuarto periodo (480–249 años cal AP), se observaron condiciones frías y menos húmedas, atribuidas a la Pequeña edad del Hielo (LIA). Jantz y Behling (2012), reportaron en el páramo de Quimsacocha un aumento en los taxa de PAR acompañado por el decrecimiento en el BMA (800–650 cal años AP). Asimismo, en el páramo de Papallacta, se observó un avance del glaciar y del PAR hacia altitudes más bajas entre los 400–150 cal años AP (Ledru et al., 2013).

Durante el quinto periodo (249 años cal AP–presente), las condiciones climáticas fueron cálidas y húmedas, pero la humedad continúa disminuyendo hacia el presente. En la laguna de Antojos, localizada en los Andes centrales del Ecuador se evidenció un incremento en la temperatura reflejado, por el aumento de taxa característicos de BMA como *Symplocos* y *Macrocarpaea* (180 cal años AP–actualidad) (Villota et al., 2014). Un estudio hecho en las Lagunas de Mojanda, revela que (500 cal años AP–presente) los cuerpos de agua podrían estar desecándose, debido a los bajos porcentajes observados en

Isoëtes y *Phlegmariurus* (Villota et al, 2017). En el volcán Chimborazo pese a que existe una fase de calentamiento (300 cal años AP–actualidad), *Clethra* y *Weinmannia* tienden a disminuir debido principalmente al aumento en las actividades antropogénicas que propician el incremento de los pajonales de Poaceae (Défaz, 2016).

7. CONCLUSIONES

El núcleo de sedimento SMI-I a 3521 m s.n.m, constituye un registro de los cambios en la vegetación y el clima que ha existido en la zona de la Laguna de San Marcos, Cayambe y sus alrededores, desde los 1000 años cal AP hasta la actualidad (Holoceno tardío).

Durante los 909 – 685 años cal AP (Periodo I) y los 685 – 617 años cal AP (Periodo II), las condiciones ambientales fueron cálidas-secas y cálidas-húmedas respectivamente, las cuales se asocian con la época del Óptimo Climático Medieval (OCM). A lo largo de este tiempo los bosques montanos y el subpáramo alcanzaron sus proporciones más altas de todo el registro; *Acalypha* y Moraceae/Urticaceae del BMB; *Symplocos*, *Podocarpus*, Rubiaceae, Solanaceae Myrtaceae y *Hedyosmum* del BMA, así como también *Calceolaria* y Asteraceae del SPA fueron los taxa más importantes. A pesar de ello el PAR fue dominante sobre todo durante el primer periodo, el cual estuvo representado por *Gunnera*, Cyperaceae y Poaceae; sin embargo, hacia el segundo periodo, el PAR bajó su proporción y estuvo representado mayormente por *Lupinus*.

Entre los 617 – 480 años cal AP (Periodo III) las condiciones ambientales fueron frías-húmedas y nuevamente se reestablece el PAR, sus elementos más representativos fueron taxa semiacuáticos como: Cyperaceae, *Gunnera*, *Plantago*, Apiaceae e *Isoëtes*. Se asume la presencia de pantanos y cuerpos de agua poco profundos.

Hacia el cuarto periodo (480 – 249 años cal AP), se evidenció la influencia de LIA (Pequeña Edad del Hielo) que se manifestó como ambiente frío-seco, se estima que la línea de bosque se mantuvo en elevaciones menores. El PAR alcanzó los valores más altos de todo el registro y estuvo representado por *Plantago* y Cyperaceae; además los bosques montanos mostraron su porcentaje más bajo en todo el sedimento, tras el decrecimiento en Moraceae/Urticaceae del BMB y de Myrtaceae del BMA.

En los últimos 249 años cal AP, la línea superior de bosque parece haberse desplazado hacia mayores elevaciones debido a que los taxa de BMB (Moraceae/Urticaceae) y BMA (Rubiaceae, *Hedyosmum* y *Symplocos*) han estado aumentando, favorecidos por las condiciones climáticas cálidas y húmedas, ocasionadas

por el calentamiento global. En cambio, El PAR presentó su rango más bajo de todo el registro tras el decrecimiento de *Cyperaceae* y *Plantago*.

Se encontraron tres eventos de incendios que fueron relevantes: el primero ocurrido a los 740 – 720 años cal AP (periodo I), el segundo fue desde 617 – 600 años cal AP (periodo III) y el tercero sucedió a partir de 394 – 365 años cal AP (periodo IV) los cuales aparentan haber sido ocasionados por actividades humanas. Solamente el segundo evento fue de origen regional, mientras que los otros dos tuvieron origen local y regional.

Las actividades antropogénicas se determinaron por el aumento del polen del complejo *Amaranthaceae/Chenopodiaceae* entre los 909 – 685 años cal AP (periodo I), coincidiendo con el asentamiento del pueblo Caranqui-Kayambi-Otavalo; y después, a partir de los 249 años cal AP hasta la actualidad (Periodo V). La baja frecuencia durante los demás periodos tiene que ver con un posible descenso en la población indígena causados por: las erupciones volcánicas, la presencia del imperio Inca dentro del Ecuador y también la conquista española.

La primera erupción volcánica registrada a los 685 – 617 años cal AP causó un descenso de un 50% del polen, especialmente en la proporción del páramo; sin embargo, en la segunda erupción ocurrida entre los 480 – 394 años cal AP no se observó algún efecto sobre los grupos ecológicos. Es importante mencionar, que durante las dos erupciones volcánicas la concentración total de polen y su tasa de acumulación fueron muy bajos, debido a una baja conservación del polen, en presencia de ceniza volcánica. Cabe recalcar, que los taxa más importantes y más representativos durante las erupciones fueron *Lupinus*, que demostró ser un género pionero, altamente resistente ante este tipo de eventos; y también la familia *Myrtaceae*, por su capacidad de radicarse en lugares de actividad volcánica reciente.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta-Solís, M. (1949). *El Eucalipto en el Ecuador*. Guayaquil: Ecuador.
- Albacura, L. (2017). *Plan de marketing turístico para la comunidad de Chimba ubicado en la parroquia Olmedo cantón Cayambe provincia de Pichincha con la finalidad de generar mayor afluencia turística hacia sus atractivos* (Disertación de Pregrado). Tecnológico Superior Cordillera, Quito.
- Almeida–Lenero, L., Hooghiemstra, H., Cleef, A. M., y van Geel, B. (2005). Holocene climatic and environmental change from pollen records of lakes Zempoala and Quila, central Mexican highlands. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 136(1-2), 63-92.
- Andrango, N. (2018). *Implementación de un producto ecoturístico y cultural en el sector Laguna de San Marcos del Parque Nacional Cayambe Coca* (Tesis de Posgrado). Universidad Técnica del Norte, Ibarra.
- Astudillo, D. V., López, F. V., y Rodas, M. D. (2010). *Valoración Socioeconómica de Humedales Altoandinos. Módulo I: Introducción al estudio de los humedales*. Loja: Editorial UTPL.
- Barba, D., Robin, C., Samaniego, P., y Eissen, J. P. (2008). Holocene recurrent explosive activity at Chimborazo volcano (Ecuador). *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 176(1), 27-35.
- Barney, V. (2011). *Biodiversidad y Ecogeografía del género Lupinus l.(Leguminosae) en Colombia* (Disertación de Posgrado). Universidad Nacional de Colombia, Palmira.
- Bakker, J., Moscol Olivera M., y Hooghiemstra, H. (2008). Holocene environmental change at the upper forest line in northern Ecuador. *The Holocene*, 18(6), 877-893.
- Becker, M., y Tuttilo, S. (2009). *Historia agraria y social de Cayambe*. Quito: Flacso, Sede Ecuador; Ediciones Abya Yala.
- Behling, H., Negret, A. J., y Hooghiemstra, H. (1998). Late Quaternary vegetational and climatic change in the Popayán region, southern Colombian Andes. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 13(1), 43-53.
- Beltrán, K., Salgado, S., Cuesta, F., León-Yáñez, S., Romoleroux, K., Ortiz, E., Cárdenas, A., y Velástegui, A. (2009). *Distribución Espacial, Sistemas Ecológicos y Caracterización Florística de los Páramos en el Ecuador*. Quito: EcoCiencia, Proyecto Páramo Andino y Herbario QCA.
- Bennet, K. D. (1997). *Evolution and Ecology. The Pace of Life*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Berrío, J. C., Hooghiemstra, H., Marchant, R., y Rangel, O. (2002). Late-glacial and Holocene history of the dry forest area in the south Colombian Cauca Valley. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 17(7), 667-682.
- Bermeo, H., y Basantes, E. (2012). *Estudio de la Cobertura Vegetal del Páramo de San Marcos, Ecuador-2011*. (Disertación de Pregrado). Universidad Politécnica Salesiana, Quito.
- Bernard, B., y Samaniego, P. (2017). Escenarios eruptivos en el volcán Cayambe y construcción de un árbol de eventos. *Sometido a: Jornadas de Ciencias de la Tierra VIII*. Escuela Politécnica Nacional, Quito.
- Berrío, J. C., Hooghiemstra, H., Marchant, R., y Rangel, O. (2002). Late-glacial and Holocene history of the dry forest area in the south Colombian Cauca Valley. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 17(7), 667-682.
- Boada, S. (2013). *Historia de la vegetación del Páramo del Guagua Pichincha durante los últimos 730 años* (Disertación de Pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito
- Bosman, A. F., van der Molen, P. C., Young, R., y Cleef, A. M. (1993). Ecology of a páramo cushion mire. *Journal of Vegetation Science*, 4(5), 633-640.
- Bottjer, D. (2018). Book Review: Paleoecology: Past, present and future. *Journal of the Geological Society of India*, 91 (1), 115-116.
- Bradley, R. S., Vuille, M., Diaz, H. F., y Vergara, W. (2006). Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science*, 312(5781), 1755-1756.
- Brown, L. E., Dickson, N. E., Carrivick, J. L., y Füreder, L. (2015). Alpine river ecosystem response to glacial and anthropogenic flow pulses. *Freshwater Science*, 34(4), 1201-1215.
- Brunschön, C., y Behling, H. (2009). Late Quaternary vegetation, fire and climate history reconstructed from two cores at Cerro Toledo, Podocarpus National Park, southeastern Ecuadorian Andes. *Quaternary Research*, 72(3), 388-399.
- Brunschön, C. y Behling, H. (2010). Reconstruction and visualization of upper forest line and vegetation changes in the Andean depression region of southeastern Ecuador since the last glacial maximum—A multi-site synthesis. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 163(1-2), 139-152.
- Brunschön, C., Haberzettl, T., y Behling, H. (2010). High-resolution studies on vegetation succession, hydrological variations, anthropogenic impact and genesis of a subrecent lake in southern Ecuador. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(3), 191-206.

- Buldrini, F., Dallai, D., y Torri, P. (2013). Can palynology contribute to plant diversity conservation activities? The wetland plants in Southern Po plain as a case study. *Annali di Botanica*, 3, 245-254.
- Bush, M. B. y Colinvaux, P. (1988). A 7000-year pollen record from the Amazon lowlands, Ecuador. *Vegetatio*, 76(3), 141-154.
- Bush, M. B., Dolores, R. y Colinvaux, P. (1989). A 6000-year history of Amazonian maize cultivation. *Nature*, 340(6231), 303.
- Bush, M., Colinvaux, P., Wiemann, M., Piperno, D. y Liu, K. (1990). Late Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *Quaternary Research*, 34(3), 330-345.
- Bush, M. B. (1995). Neotropical plant reproductive strategies and fossil pollen representation. *The American Naturalist*, 145(4), 594-609.
- Bush, M. B., y Rivera, R. (2001). Reproductive ecology and pollen representation among neotropical trees. *Global Ecology and Biogeography*, 10(4), 359-367.
- Bush, M. B., Hansen, B. C., Rodbell, D. T., Seltzer, G. O., Young, K. R., León, B., Abbot, M. B., Silman, M. R. y Gosling, W. D. (2005). A 17 000-year history of Andean climate and vegetation change from Laguna de Chochos, Peru. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 20(7-8), 703-714.
- Bush, M. B., Weng, C. (2006). Introducing a new (freeware) tool for palynology. *Journal of Biogeography* 34: 377-380. Recuperado de: <https://research.fit.edu/paleolab/pollen-database/>
- Buytaert, W., Cuesta-Camacho, F., y Tobón, C. (2011). Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 19-33.
- Carcaillet, C. (1998). A spatially precise study of Holocene fire history, climate and human impact within the Maurienne valley, North French Alps. *Journal of ecology*, 86(3), 384-396.
- Carcaillet, C., Bouvier, M., Fréchette, B., Larouche, A. C., y Richard, P. J. (2001). Comparison of pollen-slide and sieving methods in lacustrine charcoal analyses for local and regional fire history. *The Holocene*, 11(4), 467-476.
- Carrillo, J. (2017). *Organización económica, sociopolítica, regional e interacción cultural en Otavalo prehispánico (700-1525 d.C)* (Tesis de maestría). Escuela Superior Politécnica del Litoral, Guayaquil.
- Castro, E., Chasiluisa, C., Giné, D. y Sánchez, R. (2018). Análisis de la Variación Temporal y Espacial de la Cobertura Glaciar del Nevado Cayambe, Ecuador, mediante fotografías aéreas e imágenes landsat. *GeoFocus. Revista Internacional de Ciencia y Tecnología de la Información Geográfica*, (22), 97-113.

- Corporación Eléctrica del Ecuador (CELEC EP). (2011). Estudio de impacto ambiental para la construcción y operación de la subestación (s/e) el Inga 500/230/138 kv. Quito, Pichincha. Recuperado de: [https://www.celec.gob.ec/transelectric/images/stories/baners_home/EIA/500KV/L%C3%ADnea%20Base%20Bi%C3%B3tica%20\(Primera%20Parte\).pdf](https://www.celec.gob.ec/transelectric/images/stories/baners_home/EIA/500KV/L%C3%ADnea%20Base%20Bi%C3%B3tica%20(Primera%20Parte).pdf)
- Cerón, C. (2015). *Bases para el estudio de la flora ecuatoriana*. Quito: Editorial Universitaria.
- Chepstow-Lusty, A., Frogley, M. R., Bauer, B. S., Bush, M. B., y Herrera, A. T. (2003). A late Holocene record of arid events from the Cuzco region, Peru. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 18(6), 491-502.
- Colinvaux, P. A. (1968). Reconnaissance and chemistry of the lakes and bogs of the Galapagos Islands. *Nature*, 219(5154), 590.
- Colinvaux, P. A. (1972). Climate and the Galapagos islands. *Nature*, 240(5375), 17.
- Colinvaux, P. A., Olson, K., y Liu, K. B. (1988). Late-glacial and Holocene pollen diagrams from two endorheic lakes of the inte-andean plateau of Ecuador. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 55(1-3), 83-99.
- Colinvaux, P. A., Frost, M., Frost, I., Liu, K. B., y Steinitz-Kannan, M. (1988). Three pollen diagrams of forest disturbance in the western Amazon basin. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 55(1-3), 73-81.
- Colinvaux, P. A., Bush, M. B., Steinitz-Kannan, M. y Miller, M. C. (1997). Glacial and postglacial pollen records from the Ecuadorian Andes and Amazon. *Quaternary Research*, 48(1), 69-78.
- Collaguazo, G. (2014). *Necesidades hídricas de pasturas con manejo convencional en la zona de influencia del canal de riego Cayambe-Pedro Moncayo* (Disertación de Pregrado). Universidad Politécnica Salesiana, Quito.
- Coûteaux, M. M., Sarmiento, L., Bottner, P., Acevedo, D., y Thiéry, J. M. (2002). Decomposition of standard plant material along an altitudinal transect (65–3968 m) in the tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry*, 34(1), 69-78.
- Cuesta, F., Peralvo, M., Merino-Viteri, A., Bustamante, M., Baquero, F., Freile, J. F., Muriel, P., y Torres-Carvajal, O. (2017). Priority areas for biodiversity conservation in mainland Ecuador. *Neotropical Biodiversity*, 3(1), 93-106.
- Culley, T. M., Weller, S. G., y Sakai, A. K. (2002). The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 361-369.
- Darris, D., and A. Young-Mathews. 2012 Plant fact sheet for riverbank lupine (*Lupinus rivularis*). USDA-Natural Resources Conservation Service, Corvallis Plant Materials Center, Corvallis, OR

- Davies, A. L., y Bunting, M. J. (2010). Applications of Paleoecology in Conservation. *The Open Ecology Journal*, 3 (1).
- Défaz, A. (2016). *Historia de la vegetación del volcán Chimborazo durante el Holoceno Tardío* (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- De Menocal, P., Ortiz, J., Guilderson, T., Adkins, J., Sarnthein, M., Baker, L., y Yarusinsky, M. (2000). Abrupt onset and termination of the African Humid Period: rapid climate responses to gradual insolation forcing. *Quaternary science reviews*, 19(1-5), 347-361.
- Di Pasquale, G., Marziano, M., Impagliazzo, S., Lubritto, C., De Natale, A., y Bader, M. (2008). The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): first evidence from soil charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1), 17-34.
- Detienne, M., Delmelle, P., Guevara, A., Samaniego, P., Opfergelt, S., y Mothes, P. A. (2017). Contrasting origin of two clay-rich debris flows at Cayambe Volcanic Complex, Ecuador. *Bulletin of Volcanology*, 79(4), 27.
- Dodd, R., y Stanton, R. (1990). *Paleoecology, concepts and applications*. Second Edition. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Domínguez, E., Mercado, J. A., Quesada, M. A., y Heredia, A. (1999). Pollen sporopollenin: degradation and structural elucidation. *Sexual Plant Reproduction*, 12(3), 171-178.
- EcoCiencia. (2005). *Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR); Complejo de Humedales Ñucanchi Turubamba*. Quito, Ecuador. Recuperado de: <http://suia.ambiente.gob.ec/documents/783967/889253/Ficha+Ramsar+Complejo+de+Humedales+%C3%91ucanchi+Turupamba.pdf/0c595453-aec2-459b-bee3-864e34c8821e>
- Fægri, K., Iversen, J. (1989). *Textbook of Pollen Analysis*, fourth ed. Wiley, Chichester, p. 328.
- Finsinger, W., Tinner, W., y Hu, F. (2004). Rapid and accurate estimates of microcharcoal content in pollen slides. In *Charcoals from the past: cultural and palaeoenvironmental implications: proceedings of the Third International Meeting of Anthracology, Cavallino-Lecce (Italy)* (pp. 121-124).
- Flantua, S. G., Hooghiemstra, H., Vuille, M., Behling, H., Carson, J. F., Gosling, W. D., Hoyos, I., Ledru, M. P., Montoya, E., Mayle, F., Maldonado, A., Rull, V., Tonello, M. S., Whitney, B. S., y González-Arango, C. (2016). Climate variability and human impact in South America during the last 2000 years: synthesis and perspectives from pollen records. *Climate of the Past*, 12, 483-523.
- Foley, J. A., Coe, M. T., Scheffer, M., y Wang, G. (2003). Regime shifts in the Sahara and Sahel: interactions between ecological and climatic systems in Northern Africa. *Ecosystems*, 6(6), 524-532.

- Frederick, L., Brunelle, A., Morrison, M., Crespo, P. y Johnson, W. (2018). Reconstruction of the mid-Holocene paleoclimate of the Ecuadorian Andean páramo at Tres Lagunas, Ecuador. *The Holocene*, 28(7) 1041–1056 doi: 10.1177/0959683618761547.
- Frew, C. (2014). Coring methods. British Society for Geomorphology. School of Geosciences, University of Aberdeen. Recuperado de: https://www.geomorphology.org.uk/sites/default/files/geom_tech_chapters/4.1.1_Coring.pdf
- Froyd, C. A. y Willis, K. J. (2008) Emerging issues in biodiversity & conservation management: the need for a palaeoecological perspective. *Quaternary Science Reviews*, 27, 1723-32.
- García-Menézes, P., (2012). *Landscape-scale population dynamics: field observations and modelling of Puya hamata, a flagship plant from the Andes*. (Doctoral Thesis). University of Plymouth, U.K.
- Gobierno Autónomo y Descentralizado de la Parroquia de Olmedo (GAD). (2015). *Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial de Olmedo 2015-2025*. Olmedo, Ecuador. Recuperado de: <http://olmedopesillo.gob.ec/pichincha/wp-content/uploads/2015/09/PDOT-OLMEDO-2015.pdf>
- Gobierno Autónomo Descentralizado Municipal de Pedro Moncayo (GAD). (2018). *Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial del Cantón Pedro Moncayo, Actualización 2018 -2025*. Tabacundo, Ecuador. Recuperado de: http://www.pedromoncayo.gob.ec/documentos/ord2018/028_2018%20ANEXO%201%20PDOT%20PEDRO%20MONCAYO.pdf
- Gosling, W. D., Bush, M. B., Hanselman, J. A., y Chepstow-Lusty, A. (2008). Glacial-interglacial changes in moisture balance and the impact on vegetation in the southern hemisphere tropical Andes (Bolivia/Peru). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1), 35-50.
- Gosling, W. D., Mayle, F. E., Tate, N. J., y Killeen, T. J. (2009). Differentiation between Neotropical rainforest, dry forest, and savannah ecosystems by their modern pollen spectra and implications for the fossil pollen record. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153(1-2), 70-85.
- Gualavisí, J. (2015). *Cultura, comunicación y lenguaje del personaje Ayauma en las fiestas de San Pedro de Cayambe* (Disertación de Pregrado). Universidad Central del Ecuador, Quito.
- Guillier, B. y Chatelain, J. (2006). Evidence for a seismic activity mainly constituted of hybrid events at Cayambe volcano, Ecuador. Interpretation in a iced-domes volcano context. *Comptes Rendus Geoscience*, 338(8), 499-506.
- Grimm, E. (1987). CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers and*

geosciences, 13(1), 13–35. Recuperado de <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.452.8960&rep=rep1&type=pdf>

- Hall, M. L., y Mothes, P. A. (2008a). Quilotoa volcano—Ecuador: an overview of young dacitic volcanism in a lake-filled caldera. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 176(1), 44-55.
- Hall, M. L., y Mothes, P. A. (2008b). Volcanic impediments in the progressive development of pre-Columbian civilizations in the Ecuadorian Andes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 176(3), 344-355.
- Hansen, B. C., y Rodbell, D. T. (1995). A late-glacial/Holocene pollen record from the eastern Andes of northern Peru. *Quaternary Research*, 44(2), 216-227.
- Hansen, B., Rodbell, D., Seltzer, G., Leon, B., Young, K., y Abbott, M. (2003). Late-glacial and Holocene vegetational history from two sites in the western Cordillera of southwestern Ecuador. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 194(1-3), 79-108.
- Hjelle, K. L., Mehl, I. K., Sugita, S., y Andersen, G. L. (2015). From pollen percentage to vegetation cover: evaluation of the Landscape Reconstruction Algorithm in western Norway. *Journal of Quaternary Science*, 30(4), 312-324.
- Hofstede, R. G. M., Lips, J. M., y Jongsma, W. (1998). Geografía, ecología y forestación de la Sierra Alta del Ecuador: Revisión de literatura.
- Jackson, S. T., y Hobbs, R. J. (2009). Ecological restoration in the light of ecological history. *Science*, 325(5940), 567-569.
- Jantz, N., y Behling, H. (2012). A Holocene environmental record reflecting vegetation, climate, and fire variability at the Páramo of Quimsacocha, southwestern Ecuadorian Andes. *Vegetation History and Archaeobotany*, 21(3), 169-185.
- Jørgensen, P. M. y León-Yáñez, S. (1999). Catalogue of the Vascular plants of Ecuador. Missouri: Missouri Botanical Garden Press
- Kangur, M. (2002). Methodological and practical aspects of the presentation and interpretation of microscopic charcoal data from lake sediments. *Vegetation history and archaeobotany*, 11(4), 289-294.
- Keen, H., Gosling, W., Hanke, F., Miller, C., Montoya, E., Valencia, B., y Williams, J. (2014). A statistical sub-sampling tool for extracting vegetation community and diversity information from pollen assemblage data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 408, 48-59.
- Keller, E. A. y Blodgett, R. (2007). *Riesgos Naturales. Procesos de la Tierra como riesgos, desastres y catástrofes*. Madrid: Prentice Hall.

- Ledru, M. P., Jomelli, V., Samaniego, P., Vuille, M., Hidalgo, S., Herrera, M., y Ceron, C. (2013). The Medieval climate anomaly and the Little Ice Age in the eastern Ecuadorian Andes. *Climate of the Past*, 9(1), 307-321.
- León-Yáñez, S., Valencia, R., Pitman, N., Endara, L., Ulloa Ulloa, C., y Navarrete, H. (2011). *Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador*. Segunda Edición. Quito: Publicaciones del Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Lessmann, J., Muñoz, J., y Bonaccorso, E. (2014). Maximizing species conservation in continental Ecuador: a case of systematic conservation planning for biodiverse regions. *Ecology and evolution*, 4(12), 2410-2422
- Liu, K. B., y Colinvaux, P. A. (1985). Forest changes in the Amazon basin during the last glacial maximum. *Nature*, 318(6046), 556.
- Liu, K. B., y Colinvaux, P. A. (1988). A 5200-year history of Amazon rain forest. *Journal of Biogeography*, 231-248.
- López, G. (2016). *Historia de la vegetación y el clima en el páramo del Ángel (Carchi, Ecuador) durante los últimos 2400 años* (Disertación de Pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Lughadha, E. N., Govaerts, R., Belyaeva, I., Black, N., Lindon, H., Allkin, R., Magill, R. E., y Nicolson, N. (2016). Counting counts: revised estimates of numbers of accepted species of flowering plants, seed plants, vascular plants and land plants with a review of other recent estimates. *Phytotaxa*, 272(1), 82-88
- Lüning, S., Gałka, M., & Vahrenholt, F. (2017). Warming and cooling: the medieval climate anomaly in Africa and Arabia. *Paleoceanography*, 32(11), 1219-1235.
- Mackenzie, G., Boa, A. N., Taboada, A. D., Atkin, S. L., y Sathyapalan, T. (2015). Sporopollenin, the least known yet toughest natural biopolymer. *Frontiers in Materials*, 2, 66.
- Maguire, K. C., Nieto-Lugilde, D., Fitzpatrick, M. C., Williams, J. W., y Blois, J. L. (2015). Modeling species and community responses to past, present, and future episodes of climatic and ecological change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 343-368.
- Mann, M. E. (2002a). Medieval Climatic Optimum. *Encyclopedia of Global environmental change*, 1, 514-516.
- Mann, M. E. (2002b). Little ice age. The Earth system: physical and chemical dimensions of global environmental change. *Encyclopedia of global environmental change*, 1, 504-509.
- Marchán, M. (2016). *Estudio del efecto de quemas recientes sobre el microclima del suelo en el páramo de la Reserva Ecológica el Ángel, en el marco del proyecto: estudio de paja (Calamagrostis sp.) y achupalla (Puya hamata) como especies indicadoras de la historia de fuegos recientes en el páramo de la Reserva*

Ecología los Illinizas y la Reserva Ecológica el Ángel (Disertación de Pregrado). Universidad Politécnica Salesiana, Quito.

- Marchant, R., Almeida, L., Behling, H., Berrio, J.C., Bush, M., Cleef, A., Duivenvoorden, J., Kappelle, M., De Oliveira, P., Teixeira de Oliveira-Filho, A., Lozano-García, S., Hooghiemstra, H., Ledru, M-P., Ludlow-Wiechers, B., Markgraf, V., Mancini, V., Paez, M., Prieto, A., Rangel, O., Salgado-Labouriau, M. (2002). *Distribution and ecology of parent taxa of pollen lodged within the Latin American Pollen Database*. *Review of Palaeobotany and Palynology* 121, 1-75
- Marocco, R. Mora, L. y Bustos, G. (1994). *El Contexto Geológico del Espacio Físico Ecuatoriano: Neotectónica, Geodinámica, Volcanismo, Cuencas Sedimentarias, Riesgo Sísmico*. Volumen 6. Corporación Editora Nacional. Quito, Ecuador.
- Mendoza, G., y Moncayo, L. (2012). *Estudio iconográfico de la cultura otavaleña en su manifestación gráfica textil* (Disertación de Pregrado). Escuela Superior Politécnica del Litoral, Guayaquil.
- Mertens, K. N., Verhoeven, K., Verleye, T., Louwye, S., Amorim, A., Ribeiro, S., Deaf, A., Harding, I., De Schepper, S., González, C., Kodrans-Nsiah, M., De Vernal, A., Henry, M., Radi, T., Dybkjaer, M., Poulsen, N. E., Feist-Burkhardt, S., Chitolie, J. y Kodrans-Nsiah, M. (2009). Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments: the Lycopodium marker-grain method put to the test. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 157(3-4), 238-252.
- Meyers, A., (1998). *Los incas en el Ecuador. Análisis de los restos materiales*. Quito, Ecuador. Ediciones del Banco Central del Ecuador: Ediciones Abya Yala.
- Meza, J. (2016). *Efecto de la intervención antrópica en la situación territorial del parque Nacional Cayambe Coca, mediante herramientas SIG 2015* (Disertación de Pregrado). Universidad Central del Ecuador, Quito.
- Miller, G. H., Geirsdóttir, Á., Zhong, Y., Larsen, D. J., Otto-Bliesner, B. L., Holland, M. M., Bailey, D. A., Refsnider, K. A., Lehman, S. J., Southon, J. R., Anderson, C., Björnsson, H. y Thordarson, T. (2012). Abrupt onset of the Little Ice Age triggered by volcanism and sustained by sea-ice/ocean feedbacks. *Geophysical Research Letters*, 39(2).
- Millspaugh, S. H., y Whitlock, C. (1995). A 750-year fire history based on lake sediment records in central Yellowstone National Park, USA. *The Holocene*, 5(3), 283-292
- Ministerio del Ambiente (MAE). (2009). *Plan de Manejo del Parque Nacional Cayambe Coca*. Quito, Ecuador.
- Ministerio del Ambiente (MAE). (2013). *Sistema de clasificación de ecosistemas del Ecuador continental*. Quito, Ecuador. Recuperado de: <http://app.sni.gob.ec/sni-link/sni/PDOT/NIVEL%20NACIONAL/MAE/ECOSISTEMAS/DOCUMENTOS/Sistema.pdf>

- Ministerio del Ambiente (MAE). (2014). *Guía Informativa de las Áreas Naturales Protegidas del Ecuador*. Quito, Ecuador. Recuperado de http://suia.ambiente.gob.ec/documents/10179/242901/GUIA_PARQUES_2014.pdf/787b7250-aff2-40b0-a681-9bfecbc51b6f?version=1.0
- Ministerio del Ambiente (MAE). (2016a). Áreas protegidas del Ecuador socio estratégico para el desarrollo. Quito, Ecuador. Recuperado de: <http://suia.ambiente.gob.ec/documents/10179/346525/Areas+Protegidas+d el+Ecuador.pdf/390b099f-6f57-4d38-bf17-cea3a138caf5>
- Ministerio del Ambiente (MAE). (2016b). "Estrategia Nacional de Biodiversidad 2015-2030. Primera edición. Quito, Ecuador. Recuperado de: <http://maetransparente.ambiente.gob.ec/documentacion/WebAPs/Estrategia%20Nacional%20de%20Biodiversidad%202015-2030%20-%20CALIDAD%20WEB.pdf>
- Ministerio del Ambiente (MAE). (2016c). Proyecto de Sostenibilidad Financiera para el Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Una visión a su historia. Quito, Ecuador. Recuperado de: <http://suia.ambiente.gob.ec/documents/10179/346515/SNAP+UNA+VISION+A+S U+HISTORIA+PANTALLA.pdf/2acbea53-350b-4dfd-ba76-eb07bccf4d8f>
- Moscol Olivera, M., Duivenvoorden, J. F., y Hooghiemstra, H. (2009). Pollen rain and pollen representation across a forest-páramo ecotone in northern Ecuador. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 157(3-4), 285-300.
- Moscol Olivera, M., y Hooghiemstra, H. (2010). Three millennia upper forest line changes in northern Ecuador: Pollen records and altitudinal vegetation distributions. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 163(1-2), 113-126.
- Morris, W. F., y Wood, D. M. (1989). The Role of Lupine in Succession on Mount St. Helens: Facilitation or Inhibition?. *Ecology*, 70(3), 697-703.
- Mothes, P., Hall, M., Knapp, G., Villalba, M., Alvarado, A., Isaacson, J., Zeidler, J., Athens, S., y Villalba, F. (1998). *Actividad volcánica y pueblos precolombinos en el Ecuador*. Quito: Ediciones Abya-Yala.
- Mothes, P. A., y Hall, M. L. (2008). The plinian fallout associated with Quilotoa's 800 yr BP eruption, Ecuadorian Andes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 176(1), 56-69.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A., y Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853.
- Neill, D. A. (2012). ¿Cuántas especies nativas de plantas vasculares hay en Ecuador?. *Revista Amazónica Ciencia y Tecnología*, 1(1), 70-83
- Nahle, N. (2007) *Warming Periods in the Holocene Epoch*. ©Biology Cabinet Organization. Recuperado de: <http://www.biocab.org/Holocene.html>.

- Niemann, H., y Behling, H. (2008). Late Quaternary vegetation, climate and fire dynamics inferred from the El Tiro record in the southeastern Ecuadorian Andes. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*, 23(3), 203-212.
- Niemann, H., y Behling, H. (2009). Late Pleistocene and Holocene environmental change inferred from the Cocha Caranga sediment and soil records in the southeastern Ecuadorian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 276(1-4), 1-14.
- Niemann, H., Haberzettl, T., y Behling, H. (2009). Holocene climate variability and vegetation dynamics inferred from the (11700 cal. yr BP) Laguna Rabadilla de Vaca sediment record, southeastern Ecuadorian Andes. *The Holocene*, 19(2), 307-316.
- Niemann, H., y Behling, H. (2010). Late Holocene environmental change and human impact inferred from three soil monoliths and the Laguna Zurita multi-proxi record in the southeastern Ecuadorian Andes. *Vegetation History and Archaeobotany*, 19(1), 1.
- Ohlson, M., y Tryterud, E. (2000). Interpretation of the charcoal record in forest soils: forest fires and their production and deposition of macroscopic charcoal. *The Holocene*, 10(4), 519-525.
- Ormaza, M. (2019). *Reconstrucción de la vegetación, el clima y el impacto humano durante el Holoceno medio y tardío en el páramo del Cajas, Cuenca – Ecuador* (Disertación de Pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Orwa, C., Mutua, A., Kindt, R., Jamnadass, R., y Simons, A. (2009). Agroforestry Database: a tree reference and selection guide version 4.0 Recuperado de: http://www.worldagroforestry.org/treedb2/AFTPDFS/Eucalyptus_deglupta.PDF
- Osborn, J. M. (1997). *Palynology*. 8th Edition. New York: McGraw-Hill.
- Pantoja, V. (2011). *Diseño de un Plan de Manejo Ecoturístico de la Laguna de San Marcos del Parque Nacional Cayambe-Coca* (Disertación de Pregrado). Universidad Técnica del Norte, Ibarra.
- Parducci, L., Suyama, Y., Lascoux, M., y Bennett, K. D. (2005). Ancient DNA from pollen: a genetic record of population history in Scots pine. *Molecular Ecology*, 14(9), 2873-2882.
- Pinto, M. (2014). *Análisis del valor cultural asignado al maíz (Zea mays) para el rescate de sus usos tradicionales asociados en la parroquia Cayambe, cantón Cayambe, provincia de Pichincha* (Disertación de Posgrado). Universidad Tecnológica Equinoccial, Quito.
- Piperno, D. R., Bush, M. B., y Colinvaux, P. A. (1990). Paleoenvironments and human occupation in late-glacial Panama. *Quaternary Research*, 33(1), 108-116.

- Pohle, P. (2008). The People Settled Around Podocarpus National Park. Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador, 25–36. doi:10.1007/978-3-540-73526-7_3
- Pruna, V. (2014). *El eucalipto, alternativa poco ecológica de reforestación en la zona oriental de Salcedo* (Disertación de Pregrado). Universidad Tecnológica Equinoccial, Quito.
- Quinde, K. (2011). *Estudio de factibilidad para la creación de una microempresa exportadora de prendas de vestir bordadas a mano, en la parroquia de Caranqui, cantón Ibarra* (Disertación de Pregrado). Universidad Técnica del Norte, Ibarra.
- Reese, C. A., y Liu, K. B. (2005). A modern pollen rain study from the central Andes region of South America. *Journal of Biogeography*, 32(4), 709-718.
- Revelo, J. C., y Tuttilo, C. (2013). *Estudio del proceso de aculturización de la parroquia de Caranqui representado a través de la expresión plástica con una propuesta alternativa* (Disertación de Pregrado). Universidad Técnica del Norte, Ibarra.
- Robin, C., Samaniego, P., Le Pennec, J. L., Mothes, P., y van der Plicht, J. (2008). Late Holocene phases of dome growth and Plinian activity at Guagua Pichincha volcano (Ecuador). *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 176(1), 7-15
- Rodríguez, F., y Behling, H. (2012). Late Holocene vegetation, fire, climate and upper forest line dynamics in the Podocarpus National Park, southeastern Ecuador. *Vegetation History and Archaeobotany*, 20(1), 1-14.
- Romoleroux, K., Cárate-Tandalla, D., Erler, R., Navarrete, H. 2019. *Calceolaria microbefaria* En: Plantas vasculares de los bosques de *Polylepis* en los páramos de Oyacachi. Recuperado de: <https://bioweb.bio/floraweb/polylepis/FichaEspecie/Calceolaria%20microbefaria>.
- Rull, V. (2010). Ecology and palaeoecology: two approaches, one objective. *The Open Ecology Journal*, 3(1-5).
- Sadori, L., y Giardini, M. (2007). Charcoal analysis, a method to study vegetation and climate of the Holocene: the case of Lago di Pergusa (Sicily, Italy). *Geobios*, 40(2), 173-180.
- Salgado-Labouriau, M. L., y Rull, V. (1986). A method of introducing exotic pollen for paleoecological analysis of sediments. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 47(1-2), 97-103.
- Samaniego, P., Monzier, M., Robin, C., y Hall, M. L. (1998). Late Holocene eruptive activity at Nevado Cayambe Volcano, Ecuador. *Bulletin of Volcanology*, 59(7), 451-459.
- Samaniego, P., Robin, C., Monzier, M., Eissen, J. P., Mothes, P., y Hall, M. L. (2004a). El complejo volcánico Cayambe: síntesis geológica, actividad holocénica y evaluación de los peligros volcánicos. In *Investigaciones en geociencias: Contribuciones sobre*

geología volcánica y volcanismo, sismología volcánica y tectónica, neotectonismo, monitoreo volcánico y sísmico y sobre gestión del riesgo frente a fenómenos naturales (pp. 35-43).

- Samaniego, P., Eissen, J. P., Monzier, M., Robin, C., Alvarado, A., Yepes, H. (2004b). *Los peligros volcánicos asociados con el Cayambe*. Quito: Corporación Editora Nacional.
- Samaniego, P., Martin, H., Monzier, M., Robin, C., Fornari, M., Eissen, J. P., y Cotten, J. (2005). Temporal evolution of magmatism in the Northern Volcanic Zone of the Andes: the geology and petrology of Cayambe Volcanic Complex (Ecuador). *Journal of petrology*, 46(11), 2225-2252.
- Seppä H. (2013). Pollen Analysis, Principles. In: Elias S.A. (ed.) *The Encyclopedia of Quaternary Science*, vol. 3, pp. 794-804. Amsterdam: Elsevier.
- Seppä, H. (2018). Palaeoecology. Department of Geosciences and Geography, University of Helsinki, Finland. DOI: 10.1002/9780470015902.a0003232.pub2
- Stockmarr, J. (1972). Tablets with spores used in absolute pollen analysis. —Pollen spores 13: 615-621
- The Royal Society. (2003). *Measuring Biodiversity for Conservation*. Royal Society Working Party. <http://www.royalsociety.org>
- Torres, G. (2018). *Análisis de la amenaza sísmica y volcánica para la presa de la Laguna San Marcos: Cayambe-Pichincha* (Disertación de Pregrado). Universidad Central del Ecuador, Quito.
- Tovar, C., Arnillas, C. A., Cuesta, F., y Buytaert, W. (2013). Diverging responses of tropical Andean biomes under future climate conditions. *PloS One*, 8(5), e63634.
- Ulloa, C. U., Acevedo-Rodríguez, P., Beck, S., Belgrano, M. J., Bernal, R., Berry, P. E., Brako, L., Celis, M., Davidse, G., Forzza, Gradstein, S. R., Hokche, O., León, B., León-Yáñez, S., Magill, R. E., Neill, D. A., Nee, M., Raven, P. H., Stimmel, H., Strong, M. T., Villaseñor, J. L., Zarucchi, J. L., Zuloaga, F. O., y Jørgensen, P. M. (2017). An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science*, 358(6370), 1614-1617.
- Valencia, B. G., Urrego, D. H., Silman, M. R., y Bush, M. B. (2010). From ice age to modern: a record of landscape change in an Andean cloud forest. *Journal of Biogeography*, 37(9), 1637-1647.
- Vargas, W. 2002. *Guía Ilustrada de las Montañas del Quindío y los Andes Centrales*. Manizales: Editorial Universidad de Caldas.
- Vásconez, P. M. (2017). Los páramos ecuatorianos: Paisajes diversos, frágiles y estratégicos. *Revista AFESE*, 54(54).

- Vásconez, F., Hidalgo, S., Samaniego, P., y Vásconez, A. (2017). *Nevado Cayambe. Historia volcánica, actividad actual, monitoreo y amenazas volcánicas*. Quito: Instituto Geofísico de la Escuela Politécnica Nacional.
- Villalba, R. (1994). Tree-ring and glacial evidence for the Medieval Warm Epoch and the Little Ice Age in southern South America. In *The Medieval Warm Period* (pp. 183-197). Springer, Dordrecht.
- Villota, A. (2010). *Estudio Palinológico de las Lagunas Natasas en el Páramo de Jimbura, Loja, Ecuador*. (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Villota, A., León-Yáñez, S., y Behling, H. (2012). Vegetation and environmental dynamics in the Páramo of Jimbura region in the southeastern Ecuadorian Andes during the late Quaternary. *Journal of South American Earth Sciences*, 40, 85-93.
- Villota, A. y Behling, H. (2013). Late Quaternary vegetation, climate, and fire dynamics: human impact and evidence of past *Polylepis* populations in the northern Andean depression inferred from the El Cristal record in southeastern Ecuador. *Ecotropica*, 19(1-2), 39-58
- Villota, A., León-Yáñez, S., y Behling, H. (2014). Mid-and late Holocene vegetation and environmental dynamics in the Llanganates National Park, Antejos Valley, central Ecuadorian Andes. *Palynology*, 39(3), 350-361.
- Villota, A., Behling, H. y León-Yáñez, S. (2017). Three millennia of vegetation and environmental dynamics in the Lagunas de Mojanda region, northern Ecuador. *Acta Paleobotánica* 57(2), 407-421. doi: 10.1515/acpa-2017-0016.
- Wanner, H., Beer, J., Bütikofer, J., Crowley, T. J., Cubasch, U., Flückiger, J., Goosse, H., Grosjean, M., Joos, F., Kaplan, J. O., Küttel, M., Müller, S. A., Prentice, I. C., Solomina, O., Stocker, T. F., Tarasov, P., Wagner, M., y Widmann, M. (2008). Mid-to Late Holocene climate change: an overview. *Quaternary Science Reviews*, 27(19-20), 1791-1828.
- Weng, C., Bush, M. B., y Athens, J. S. (2002). Holocene climate change and hydrarch succession in lowland Amazonian Ecuador. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 120(1-2), 73-90.
- Wille, M., Hooghiemstra, H., Hofstede, R., Fehse, J., y Sevink, J. (2002). Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology*, 18(3), 409-440.
- Willerslev, E., Davison, J., Moora, M., Zobel, M., Coissac, E., Edwards, M. E., Lorenzen, E. D., Vestergaard, M., Gussarova, G., Haile, J., Craine, J., Gielly, L., Boessenkool, S., Epp, L. S., Pearman, P. B., Cheddadi, R., Murray, D., 12, Brathen, K. A., Yoccoz, N., Binney, H., Cruaud, C., Wincker, P., Goslar, T., Alsos, I. G., Bellemain, E., Brysting, A. K., Elven, R., Sønstebo, J. H., Murton, J., Sher, A., Rasmussen, M., Rønn, R., Mourier, T., Cooper, A., Austin, J., Moller, P., Froese, D., Zazula, G., Pompanon, F., Rioux, D., Niderkorn, V., Tikhonov, A., Savvinov,

G., Roberts, R. G., 29, MacPhee, R. D. E., Gilbert, M. T. P., Kjær, K. H., Orlando, L., Brochmann, C., y Taberlet, P. (2014). Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet. *Nature*, 506(7486), 47

Williams, G., Fensome, R., Miller, M., y Bujak, J. (2018). Microfossils: Palynology. R. Sorkhabi (ed.), *Encyclopedia of Petroleum Geoscience*. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-02330-4_146-1

Wolf, T. (1975). *Geografía y Geología del Ecuador; publicada por Orden del Supremo Gobierno de la República*. Quito: Editorial Casa de la Cultura Ecuatoriana.

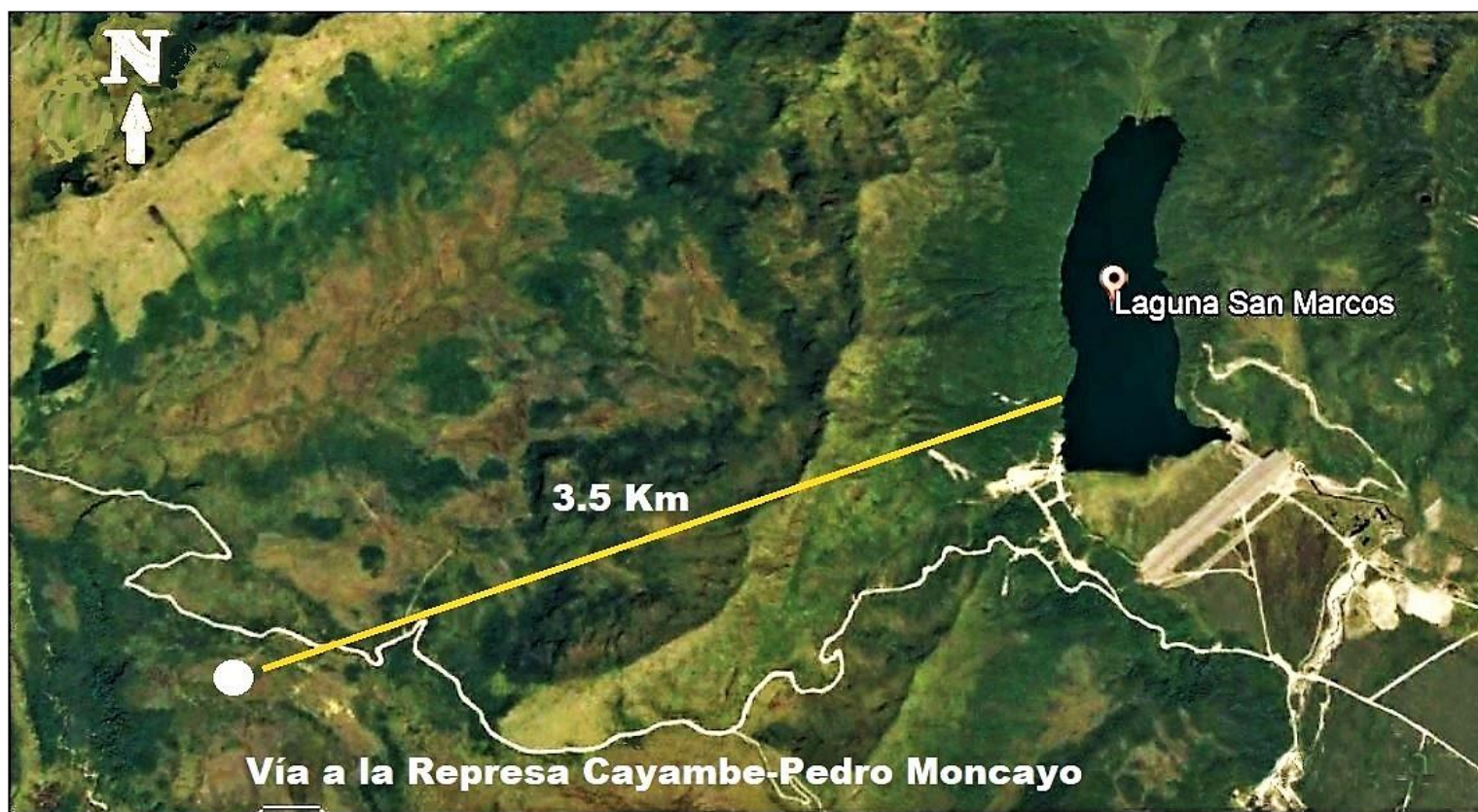
Whitlock, C., y Larsen, C. (2001). Charcoal as a fire proxy. In *Tracking environmental change using lake sediments* (pp. 75-97). Springer, Dordrecht.

9. FIGURAS



Fuente: Google Earth

Figura 1. Mapa de ubicación del páramo de San Marcos en el flanco nororiental del volcán Cayambe, Parque Nacional Cayambe-Coca



Fuente: Google Earth

Figura 2. Área de muestreo, el punto blanco indica la ubicación del bofedal del que se extrajo el sedimento



Fuente: Google imágenes

Figura 3. Fotografía de la laguna de San Marcos y su tipo de vegetación, cerca del sitio de estudio



Figura 4. Fotografía de los tres fragmentos obtenidos del bofedal. Se especifican los centímetros a los que corresponden, siendo su total 126 cm.

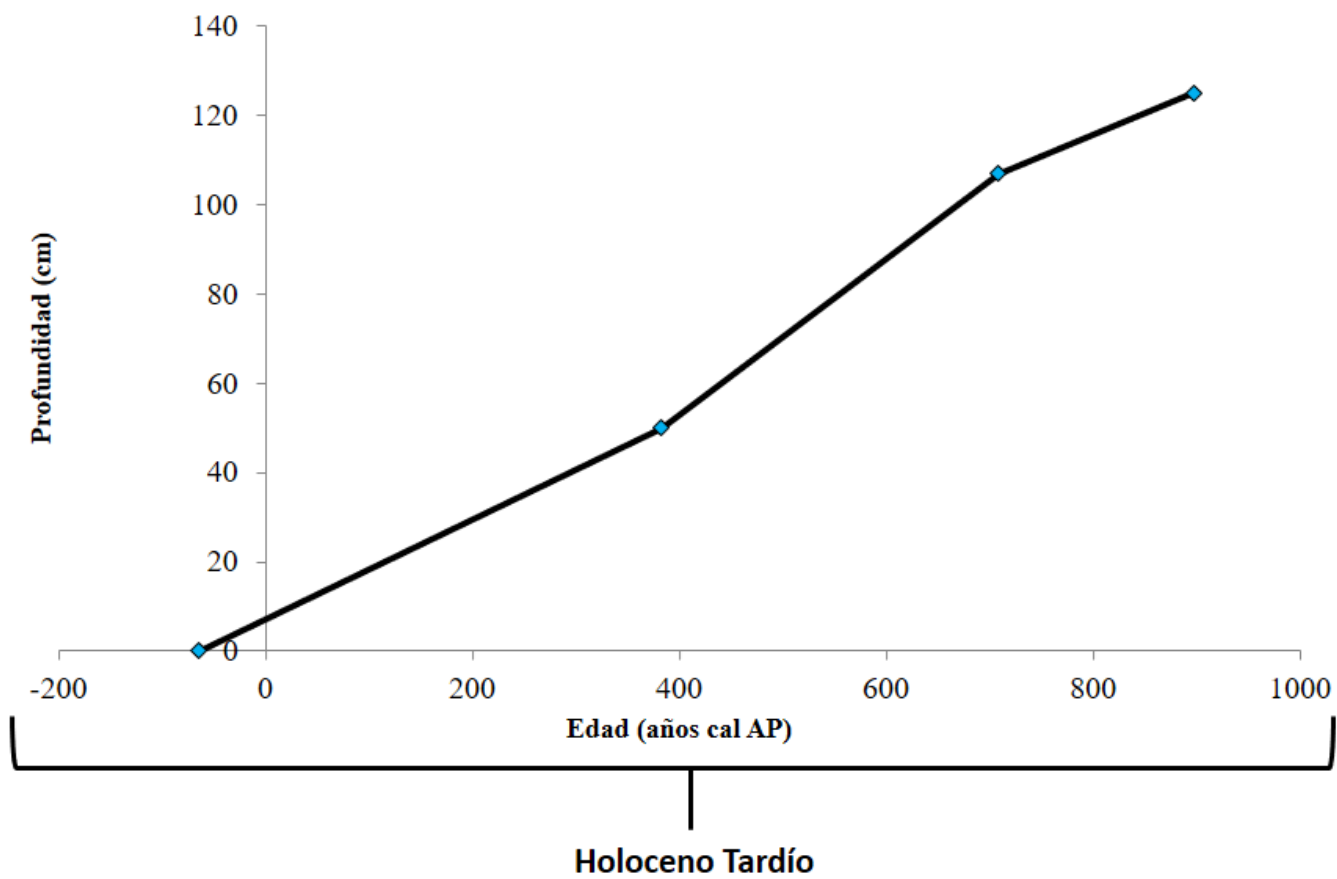


Figura 5. Modelo edad-profundidad para el núcleo de sedimento San Marcos (SMI-I), basado en 3 dataciones de radiocarbono ^{14}C (todo el sedimento corresponde al Holoceno Tardío).

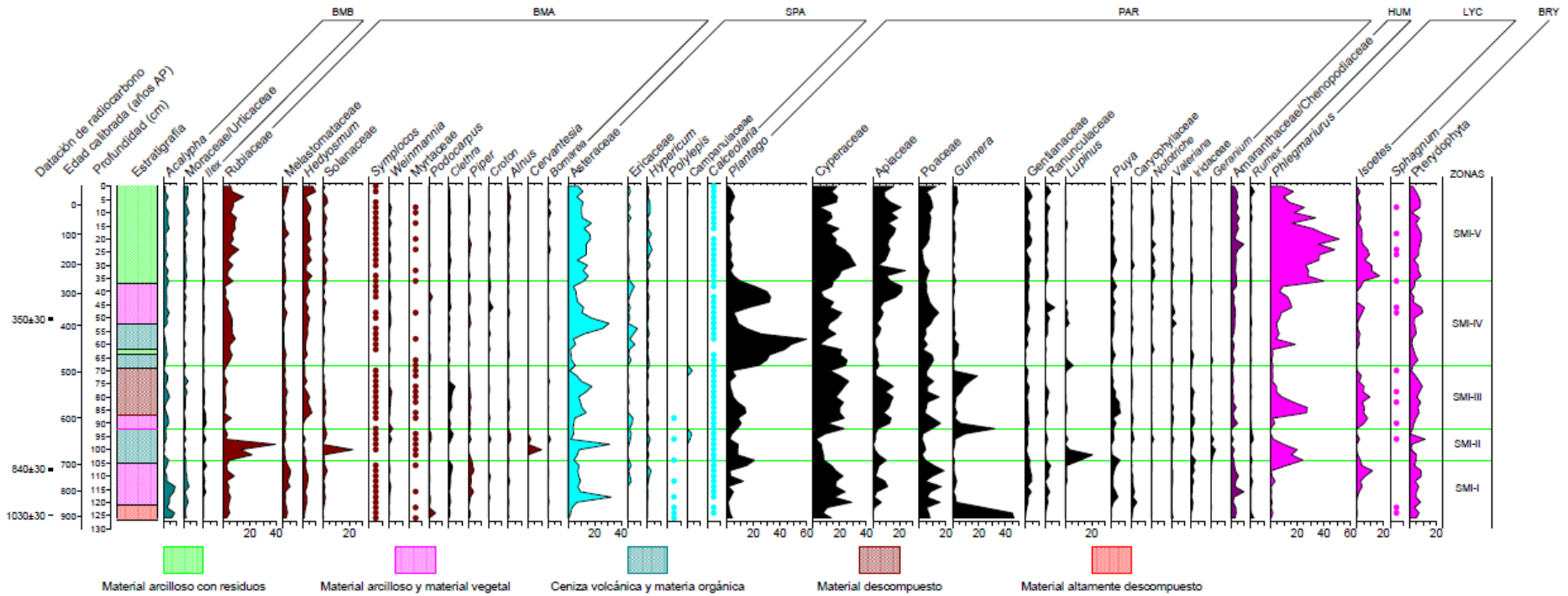


Figura 6. Diagrama de porcentaje de polen y esporas del núcleo de sedimento San Marcos (SMI-I), se representan 39 taxa de polen y 4 de esporas, agrupados en su grupo ecológico correspondiente. En la parte izquierda se detalla la estratigrafía, la profundidad del sedimento, la edad calibrada en años AP (Antes del Presente) y la datación por radiocarbono ^{14}C

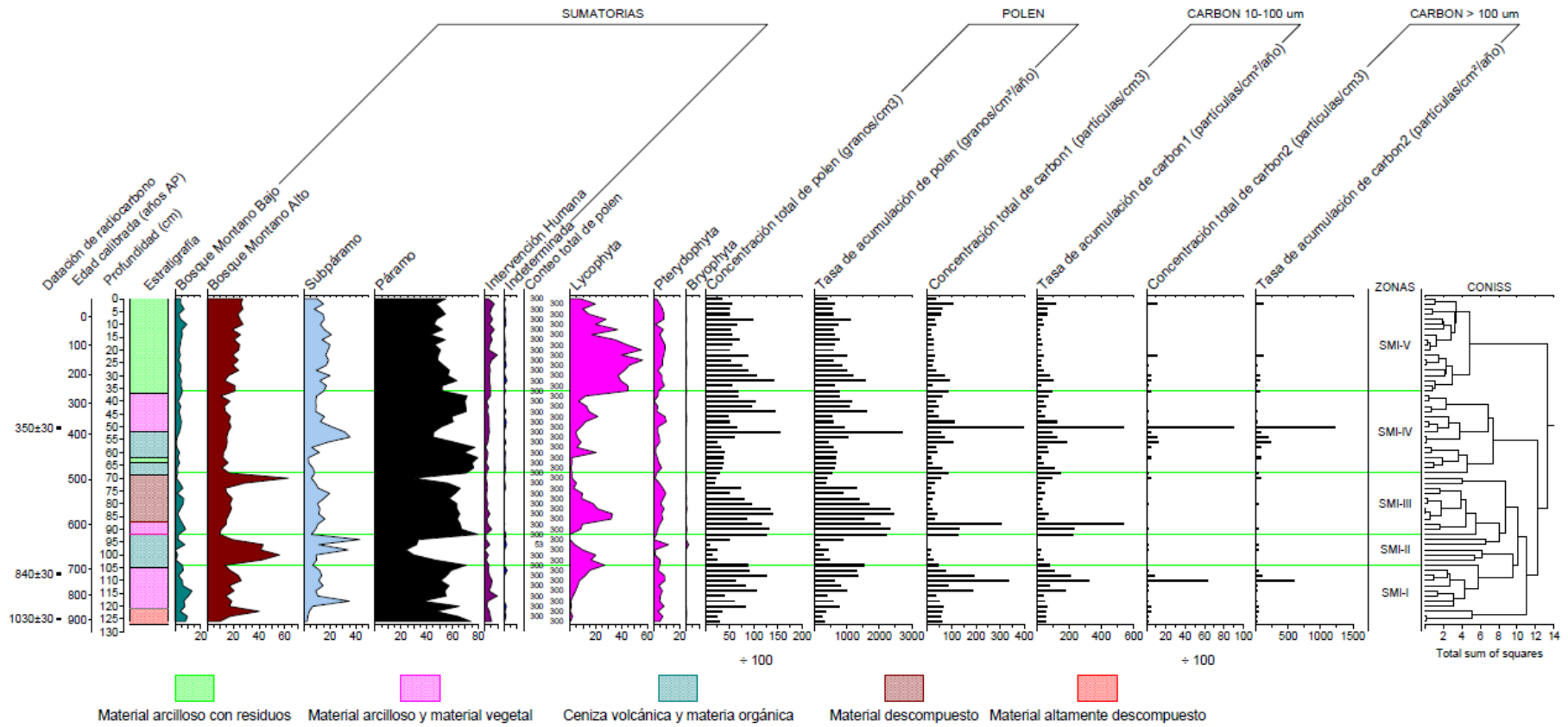


Figura 7. Diagrama de sumatorias expresados en porcentajes para cada grupo ecológico. En la parte derecha se detalla la concentración y tasa de acumulación tanto de polen como de carbón además del dendrograma desarrollado por CONISS.

10.TABLAS

Tabla 1. Descripción detallada de la estratigrafía del núcleo de sedimento San Marcos (SMI). En columna 1 se aprecia la longitud total del sedimento (127 cm) con sus diferentes porciones, en la columna 2 se describe el color de cada porción y en la columna 3, el material del que consta cada porción del sedimento

Profundidad (cm)	Color	Descripción del material
0–37	Café oscuro	Sedimento compacto con muchas raicillas y otros residuos, material arcilloso
37–52	Café oscuro	Presencia de raicillas y material vegetal, presencia de material arcilloso
52–62	Café claro a beige	Material compacto, posiblemente ceniza volcánica; presencia de raicillas en menor cantidad y materia orgánica
62–64	Café oscuro	Material con arcilla y residuos vegetales más grandes y endurecidos (quemados)
64–69	Café claro beige	Material compacto, ceniza volcánica; presencia de raicillas en menor cantidad y materia orgánica
69–87	Café oscuro	Material compacto con raicillas y otros residuos vegetales mucho más descompuestos
87–92	Café oscuro	Material arcilloso compacto con poca presencia de material vegetal
92–105	Beige	Ceniza compacta con presencia de materia orgánica y residuos vegetales
105–121	Café oscuro	Material arcilloso compacto con poca presencia de material vegetal
121–126	Café claro	Materia orgánica altamente descompuesta y compacta

Tabla 2. Dataciones de radiocarbono ^{14}C . En la columna 1 se indica el código de laboratorio que se le asignó a cada submuestra; en la columna 2 y 3 se indica la descripción del sedimento y la profundidad a la que fue muestreada; en la columna 4 y 5 se detallan, la datación inicial (años AP) y la datación calibrada (2σ cal), respectivamente.

Código del laboratorio	Descripción	Profundidad (cm)	^{14}C (AP)	2σ cal (AP)
455476	Material vegetal y arcilloso	50–51	350 ± 30	383 ± 82
455477	Material vegetal y arcilloso	107–108	840 ± 30	708 ± 37
427136	Material altamente descompuesto	125-126	1030 ± 30	898 ± 98

Tabla 3. Taxa de polen y esporas encontrados en el núcleo de sedimento San Marcos (SMI) con sus respectivos grupos ecológicos

Grupo ecológico	Familia	Género
Bosque Montano Bajo (BMB)	Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i>
		<i>Alchornea</i>
	Aquifoliaceae	<i>Ilex</i>
	Moraceae/Urticaceae	Indeterminada
Bosque Montano Alto (BMA)	Astromeriaceae	<i>Bomarea</i>
	Betulaceae	<i>Alnus</i>
	Clethraceae	<i>Clethra</i>
	Chloranthaceae	<i>Hedyosmum</i>
	Cunoniaceae	<i>Weinmannia</i>
	Euphorbiaceae	<i>Croton</i>
	Fabaceae	Indeterminada
	Melastomataceae	Indeterminada
	Meliaceae	Indeterminada
	Mimosaceae	Indeterminada
	Myricaceae	<i>Morella</i>
	Primulaceae	<i>Myrsine</i>
	Myrtaceae	Indeterminada
	Orchidaceae	Indeterminada
	Phyllantaceae	<i>Hieronyma</i>
	Piperaceae	<i>Piper</i>
	Podocarpaceae	<i>Podocarpus</i>
	Rubiaceae	spp.
	Santalaceae	<i>Cervantesia</i>
	Solanaceae	spp.
Symplocaceae	<i>Symplocos</i>	
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis</i>	
Subpáramo (SPA)	Asteraceae	Indeterminada
	Calceolariaceae	<i>Calceolaria</i>
	Campanulaceae	Indeterminada
	Ericaceae	Indeterminada
	Hypericaceae	<i>Hypericum</i>
	Rosaceae	<i>Polylepis</i>

(Continuación...)

Páramo (PAR)	Apiaceae	Indeterminada
	Boraginaceae	Indeterminada
	Brassicaceae	Indeterminada
	Bromeliaceae	<i>Puya</i>
	Caprifoliaceae	<i>Valeriana</i>
	Caryophyllaceae	Indeterminada
	Cyperaceae	Indeterminada
	Fabaceae	<i>Lupinus</i>
	Gentianaceae	Indeterminada
	Geraniaceae	<i>Geranium</i>
	Gunneraceae	<i>Gunnera</i>
	Iridaceae	Indeterminada
	Lamiaceae	Indeterminada
	Malvaceae	<i>Nototriche</i>
	Plantaginaceae	<i>Plantago</i>
	Poaceae	Indeterminada
Ranunculaceae	Indeterminada	
Intervención humana (HUM)	Amaranthaceae/Chenopodiaceae	Indeterminada
	Polygonaceae	<i>Rumex</i>
Bryophyta (BRY)	Sphagnaceae	<i>Sphagnum</i>
Lycophyta (LYC)	Isoetaceae	<i>Isoëtes</i>
	Lycopodiaceae	<i>Phlegmariurus</i>
Pterydophyta (PTE)	Cyatheaceae	<i>Cyathea</i> "psilada"
		<i>Cyathea</i> "verrucada"
	Pteridaceae	<i>Jamesonia</i>
	Osmundaceae	<i>Osmunda</i>
	Indeterminada	Monolet
Indeterminada	Trilet	

11.ANEXOS

Anexo 1. Intervalos de los porcentajes encontrados para cada taxón y para cada grupo ecológico (en sumatoria), los mismos que están detallados en las filas. En las columnas se especifican a cuál zona polínica pertenecen

ZONA TEMPORAL TAXA	SMI- I	SMI-II	SMI-III	SMI-IV	SMI-V
<i>Acalypha</i>	1-9%	1-2%	1-4%	1-4%	1-4%
Moraceae	1-4 %	1-2%	1-3%	1-2%	1-4%
<i>Ilex</i>	1-2%	2%	1-2%	1%	1%
BMB (Bosque Montano Bajo)	3-13%	1-8%	1-8%	1-6%	3-9%
Rubiaceae	2-8%	1-39%	1-6%	1-9%	3-15%
Melastomataceae	2-6%	1-2%	1-3%	1-3%	1-4%
<i>Hedyosmum</i>	1-4%	1-2%	1-7%	1-5%	2-10%
Solanaceae	1-3%	1-23%	1-2%	1-3%	1-4%
<i>Symplocos</i>	1-29%	1-2%	1-3%	1-4%	1-6%
<i>Weinmannia</i>	1%	2-3%	1-2%	1%	1-2%
Myrtaceae	0%	1-15%	1-57%	1%	1-3%
<i>Podocarpus</i>	1-5%	1-2%	1%	1-3%	1%
<i>Clethra</i>	1-3%	1-3%	1-5%	1-2%	1-2%
<i>Piper</i>	1-4%	1-2%	1-2%	1-2%	1-2%
<i>Croton</i>	1%	2%	1%	1-3%	1%
<i>Alnus</i>	1%	1-2%	1%	1%	1-2%
<i>Cervantesia</i>	0%	2-10%	0%	0%	0%
<i>Bomarea</i>	1%	2%	1%	1%	1-2%
BMA (Bosque Montano Alto)	10-40%	10-56%	11-63%	10-22%	14-28%
Asteraceae	1-33%	2-31%	1-18%	2-31%	7-18%
Ericaceae	1-3%	1-3%	1-4%	1-7%	1-2%
<i>Hypericum</i>	1-3%	1-2%	1%	1%	1-3%
<i>Polylepis</i>	1%	2%	0%	0%	0%
Campanulaceae	0%	2-3%	4%	0%	0%
<i>Calceolaria</i>	1-3%	1-32%	1-2%	1-2%	1-3%
SPA (Subpáramo)	2-35%	6-43%	6-20%	3-36%	8-21%

(Continuación...)

<i>Plantago</i>	1-21%	2-8%	2-24%	5-60%	1-6%
Cyperaceae	7-29%	2-23%	11-27%	5-25%	5-32%
Apiaceae	1-11%	1-4%	2-15%	2-22%	4-24%
Poaceae	4-19%	2-9%	4-16%	3-15%	2-13%
<i>Gunnera</i>	1-46%	1-32%	1-19%	1-5%	1-4%
Gentianaceae	1-5%	1-2%	1-3%	1-3%	1-5%
Ranunculaceae	1-4%	1-2%	1-3%	1-7%	1-4%
<i>Lupinus</i>	1-11%	2-21%	1-6%	1-3%	1-2%
<i>Puya</i>	1-6%	1-2%	1-7%	1-4%	1-4%
Caryophyllaceae	1-4 %	1-2%	1%	1%	1-2%
<i>Nototriche</i>	0%	2%	0%	1-2%	1-3%
<i>Valeriana</i>	1%	1-2%	1-2%	1-4%	1-2%
Iridaceae	1-3%	1-2%	1-2%	1-2%	1%
<i>Geranium</i>	1%	2-3%	1%	1%	1%
PAR (Páramo)	37-74%	24-80%	30-71%	45-80%	43-63%
Amaranthaceae/Chenopodiaceae	2-10%	1-3%	1-5%	1-4%	2-10%
<i>Rumex</i>	1-2%	1-2%	0%	1%	1-3%
HUM (Intervención Humana)	2-10%	1-4%	1-5%	1-4%	3-10%
<i>Phlegmariurus</i>	1-24%	2-20%	1-27%	1-40%	8-52%
<i>Isoëtes</i>	2-12%	1-2%	2-10%	1-6%	1-17%
LYC (Lycophyta)	1-27%	4-20%	2-33%	1-45%	8-56%
Sumatoria Pteridophyta	3-9%	1-11%	1-9%	1-10%	1-9%
<i>Sphagnum</i>	0%	2%	1%	0%	0%
BRY (Bryophyta)	<1%	2%	1%	<1%	<1%