

# ASPECTOS DE HISTORIA Y ECOLOGÍA DE LA BIODIVERSIDAD NORANDINA Y AMAZÓNICA

por

**Thomas Van der Hammen\***

## Resumen

**Van der Hammen, T.:** Aspectos de historia y ecología de la biodiversidad norandina y amazónica. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **24**(91): 231-245, 2000. ISSN 0370-3908.

La gran biodiversidad del neotrópico es el resultado de su historia geológica y ambiental. En el Mioceno ya existe en la zona baja tropical una gran diversidad vegetal, que parece haber sido aún mayor que actualmente. El levantamiento progresivo de los Andes creó nuevas zonas de vida, que se poblaron por evolución adaptativa e inmigración desde las regiones austral-antártico y laurasiático-holártico. El enfriamiento de la tierra durante el Neogeno y los períodos glaciales-interglaciales del Cuaternario, con cambios considerables de temperatura y precipitación en combinación con la topografía, tuvieron un efecto profundo, ambos en la zona baja tropical como en la zona Andina, sobre la vegetación, la flora y la fauna, la distribución de especies y el endemismo.

En la actualidad, la densidad de especies vegetales tiene una relación positiva con la temperatura (altitud) y con la precipitación, y en parte con la humedad relativa del aire.

**Palabras clave:** Cuaternario, Neogeno, cambio climático, orogénesis andina, neotrópico.

## Abstract

The mega-biodiversity of the neotropics is the result of the geological and environmental history. A considerable biodiversity, higher than at present, existed in the Miocene in the low-elevation tropics. The progressive upheaval of the Andes created new life zones, that were populated by adaptive evolution and immigration from the Austral - Antarctic and Laurasiatic-Holarctic regions. The cooling of the earth during the Neogene and the glacial - interglacial cycles of the Quaternary, and the consonant changes of temperature and rainfall, in combination with the topography, had a profound effect on vegetation, flora and fauna, the distribution of species and endemism, both in the low tropical area and in the Andean zones. Presently there is a positive relation of species-density with temperature (altitude) and with rainfall, and partly with relative humidity.

**Key words:** Quaternary, neogene, climatical change, upheaval of the Andes, neotropics.

\* (Academia Colombiana de Ciencias; Tropenbos-Colombia, Bogotá y Laboratorio Hugo de Vries, Universidad de Amsterdam).

## Introducción

Un análisis de la flora neotropical actual muestra dos grupos principales de taxones, los que tienen como centro la Amazonia, y los que tienen como centro la región Andina (**Gentry**, 1982). Juntos forman la extraordinaria biodiversidad vegetal del norte de América del Sur, dos veces más grande que la de África Tropical o Asia Tropical. Este hecho parece ser causado principalmente por la gran riqueza de la flora Andina, lo que tiene relación, sin duda, con la historia geológica (**Van der Hammen & Cleef**, 1983; **Van der Hammen**, 1994; 1995). Vamos entonces a seguir las principales etapas de la historia geológica, en relación con el origen y desarrollo de la diversidad vegetal neotropical, para luego considerar los patrones espaciales actuales de esta diversidad y su relación con factores medio-ambientales.

## De Gondwana al Neotrópico

En el Cretáceo Inferior y Medio los continentes de África y América del Sur se encuentran todavía unidos o a distancia todavía corta y las floras son muy parecidas, formando claramente una provincia fitogeográfica (**Herngreen**, 1975; **Van der Hammen & Burger**, 1966; **Muller et al.**, 1987; **Regalí et al.**, 1974). En el Albiense-Aptiense hay una palinoflora muy característica con abundantes *Ephedripites*, *Gnetaceaepollenites* y *Elateropollenites* y aparece con cierta abundancia polen de angiospermas como tricolpados (psilados, reticulados y estriados) (**Herngreen**, 1975; **Regalí et al.**, 1974).

La abundancia de plantas relacionadas con los Gnetinae, hoy día en buena parte plantas de estepas y medios semidesérticos, podrían indicar un clima relativamente seco, lo que no sería de extrañar para la parte central de un continente tan grande.

En el Cenomaniano aparece polen triporado y tricolporado psilado, en el Santoniano-Coniaciano tricolporado reticulado y en el Campaniano tricolporado estriado (**Regalí et al.**, 1974), mostrando el rápido desarrollo y la diversificación de las Angiospermas, que en el Cretácico superior ya son el grupo dominante. No obstante, es difícil saber con seguridad a cuales familias pertenecen, y todavía más difícil imaginarse el aspecto de la vegetación en la que crecían.

En el Maastrichtiano existían en el noroeste extensas turberas en planicies bajas, donde el mar podía entrar durante fases transgresivas. En estas turberas había tipos de vegetación dominados por lo que probablemente eran palmas, otros dominados por helechos y otros

dominados por angiospermas con polen triporados y tricolporados. Se vuelve cada vez mayor la distancia entre África y Sur América, ya se pueden reconocer varias familias (como Myrtaceae, Proteaceae y Fabaceae) y divergen cada vez más las floras cuya evolución sigue caminos independientes. En el Paleoceno existen todavía relaciones evidentes, aparecen el grupo de palmas *Mauritia* y la familia Ctenolophonaceae en ambos continentes, pero luego el primero se extingue en África y tiene un gran desarrollo en Sur América, y la otra se extingue en Sur América. En el Paleoceno aparecen también las Bombacaceae, que tienen representantes en África pero que presentan una gran diversificación en Sur América. También aparecen granos de polen del tipo *Nipa* (palmas de manglar) y el género de polen *Proxapertites* (**Van der Hammen**, 1957; **Van der Hammen & García**, 1965; **Leidelmeyer**, 1966; **Sarmiento**, 1993). Esta última se puede presentar como localmente dominante y parece ser un elemento de la costa y posiblemente de manglar (como lo fueron probablemente especies con polen de tipo *Classopollis* en el Cretáceo Inferior). **Sarmiento** (1993), pudo diferenciar una zonificación de vegetación en la zona costera con base en asociaciones de polen y sedimentología.

En el Eoceno aparece ya una flora bastante diversa (**González**, 1967; **Van der Hammen & Wymstra**, 1964; **Leidelmeyer**, 1966). Se pudo reconocer cierta zonificación de la vegetación costera, de dentro hacia fuera una zona de palmas, tipo *Psilamonocolpites*, una zona de palmas tipo *Mauritia* y una zona de manglar con los tipos de polen *Brevitricolpites* y *Retribrevitricolpites*; estas zonas se desplazaban con los movimientos del nivel relativo del mar. En el Eoceno aparecen muchos nuevos tipos de polen, en la parte inferior, pero también cerca al límite del Eoceno Inferior y Medio, y luego del Medio y Superior, llegando ya a una gran diversidad. Aparecen entre otros las Malpighiaceae, *Alchornea*, *Ilex* y *Rhizophora*, que más tarde será un elemento dominante en los manglares. También se encuentran algunos granos de Gramineae, Malvaceae y *Podocarpus*.

En el Mioceno Inferior hasta Medio parece haber ya una máxima diversidad. En el Mioceno (parte superior) aparecen nuevas familias como los Asteraceae (Compositae) y comienzan a abundar las Gremineae, indicando el desarrollo de tipos de vegetación abierta como sabanas (**Germeraad et al.**, 1968; **Regalí et al.** 1974; **Muller et al.**, 1987; **Lorente**, 1986; **Hoorn**, 1994). Es el período de grandes cambios geológicos, medio-ambientales y climáticos.

## El desarrollo de la Región Andina y su flora

Con el comienzo de la separación de África y Sur América, y con el movimiento del continente americano hacia el oeste, comienza también la historia andina, que continúa luego por todo el Terciario (Van der Hammen, 1960, 1961; Van der Hammen et al., 1973; Van der Wiel, 1991; Taylor, 1991). Se forma un geosinclinal a lo largo del oeste del continente, zona de subsidencia, pero donde se presentan movimientos tectónicos resultando en levantamientos locales y parciales cada vez más frecuentes. Ya en el Cretáceo, entre 100 y 80 millones de años antes del presente, el macizo precámbrico de Garzón sufría levantamiento diferencial y podría haber formado una zona montañosa de colinas de altitud desconocida (Van der Wiel, 1991). En el límite Maastrichtiano-Paleoceno se presenta compresión y cierto levantamiento en el Norte y Oriente Andino resultando en el retiro del mar y la formación de cuencas de sedimentación continental. Ya existe una proto-Cordillera Central, baja todavía. Durante el Terciario alternan fases de sedimentación con fases de compresión y cierto levantamiento de zonas anticlinales a lo largo de fallas: en el comienzo del Eoceno Inferior y el Eoceno Medio (fase Pre-andina), y probablemente en el comienzo del Oligoceno Superior (fase Proto-andina), (Van der Hammen, 1960, 1961). No sabemos la altura de los cerros que se deben haber formado localmente, pero parece que durante el Paleógeno no se formaron cadenas continuas y las alturas quizá nunca sobrepasaron los 1000 metros. Durante el Neógeno se intensificaron los movimientos y el levantamiento (fases Eu-andinas; Van der Hammen, 1960, 1961).

Hace aproximadamente 12 millones de años, el macizo de Garzón y la Cordillera Central sufren levantamientos y se forma una cadena de montañas donde antes sólo habían colinas aisladas. Después de aproximadamente 6 millones de años hay nuevos levantamientos. En total hubo un levantamiento de unos 6.5 km en el área de Garzón y naturalmente erosión continua de las zonas en levantamiento (Van der Wiel, 1991). Los levantamientos de hace 12 millones de años parecen haber formado ya una Cordillera Oriental casi continua y, aunque no disponemos de datos precisos, localmente se podrían quizá haber presentado altitudes de entre 1000 y 2000 metros (la aparición o aumento de *Podocarpus*, *Hedyosmum* y *Weinmannia*, aunque localmente se pueden encontrar a niveles bajos tropicales menores de 1000 m, podrían ser una indicación).

Durante el Plioceno, entre 5 y 3 millones de años, se presenta el levantamiento principal de los Andes septen-

trionales, alcanzando las altitudes actuales hasta de 4000 a 6000 metros (Van der Hammen et al., 1973; Van der Hammen, 1995; Helmens, 1990; Andriessen et al., 1993).

Actualmente se pueden diferenciar en los Andes septentrionales una zona (montana) baja tropical entre 0 y aproximadamente 1000 m de altitud, una zona montana baja subandina entre aproximadamente 1000 m y 2300 m, una zona montana alta andina entre aproximadamente 2300 y 3500 m y una zona alta andina de páramo, arriba de los 3500m, hasta la zona nival (>5000m).

La flora subandina, de gran diversidad, podría haber comenzado su desarrollo en las cimas de colinas localmente presentes ya durante el Cretáceo, y durante el Paleogeno. En el Mioceno se pueden haber formado ya áreas subandinas más grandes donde se puede haber continuado e intensificado el desarrollo en zonas relativamente aisladas, y en el Plioceno se formaron las extensas y relativamente continuas áreas subandinas, permitiendo el intercambio de especies entre áreas antes aisladas, pero manteniendo cierta separación por los valles interandinos tropicales en el norte, de los valles del Cauca y del Magdalena, separando las cordilleras Oriental, Central y Occidental.

La flora de la zona andina podría haber comenzado en las cimas de los cerros más altos del Paleogeno, pero especialmente del Mioceno, llegando también a su actual extensión durante el Plioceno.

La vegetación del Páramo alto-andino, podría haber empezado en las cimas más altas durante el Mioceno, llegando a su actual extensión durante el Plioceno.

Es en el comienzo del Plioceno que se restablece el contacto entre Norte América y Sur América, por la formación del Istmo de Panamá, facilitando cierto intercambio de especies.

La flora subandina contiene entonces muchos taxones con centro en la zona andina, que tuvieron su origen en la flora baja tropical y sus comienzos pueden ser bastante antiguos, quizás Cretáceo (Taylor, 1991; 1995) y Paleógeno, llegando a su pleno desarrollo en el Mioceno. Contiene también elementos fitogeográficos distintos, anfi-pacíficos, austral-antárticos y holárticos, que en parte parecen ser de introducción tardía, especialmente ciertos elementos anfi-pacíficos y holárticos, siendo los primeros elementos de la flora tropical-subtropical Terciaria Laurasiática y los segundos de la flora Laurasiática templada hasta fría, que pudieron entrar en Sur América montana-andina con más facilidad cuando había conexión

terrestre entre el continente del Norte y del Sur, es decir, desde el Plioceno Inferior (quizá elementos Terciarios Laurasiáticos tropicales pudieron entrar también durante el Eoceno (Van der Hammen & Cleef, 1983; Van der Hammen, 1989).

La flora de la zona de Bosque Andino debe entonces tener menos antigüedad, contiene elementos de origen subandino, y una proporción mayor de elementos anfipacíficos y de origen austral-antárticos y holárticos. Ciertos elementos "foráneos" podrían ser de introducción bastante temprana (por lo menos en el Mioceno Tardío o Plioceno Temprano), como *Weinmannia* de origen austral, ya que han formado un nuevo centro de diversidad en los Andes, y *Podocarpus*.

El porcentaje de elementos genéricos de origen templado aumenta hacia arriba de subandino, vía andino hacia el páramo, de un 5% hasta 50%. Un análisis del bosque andino (entre 2500 y 3500 m) en la Cordillera Oriental Colombiana mostró que aproximadamente 85% es de origen tropical, 10% es de origen holártico y 5% de origen austral. Géneros del norte incluyen *Alnus*, *Quercus*, *Myrica*, *Juglans*, *Ribes*, *Berberis*, *Vaccinium* y probablemente *Viburnum* y *Rhamnus*. Géneros del sur son *Weinmannia*, *Podocarpus*, *Drimys*, *Gaultheria* y *Pernettya*.

Un análisis de los 85% de géneros de origen tropical muestra que 35% son de la zona baja neotropical, 15% son tropical-andinos, 20% pantropical, 10% anfipacífico (América y sureste de Asia) y 5% de América y África.

Algunos ejemplos son (Van der Hammen, 1989):

Neotropical: *Panopsis*, *Remigia*, *Ladenbergia*, *Hieronima*, *Geonoma* y *Freziera*.

Andino: *Mauria*, *Gaiadendron*, *Bucquetia*, *Vallea*, *Polylepis*, *Aragoa* y *Cinchona*.

Pantropical: *Cyathea*, *Phyllanthus*, *Croton*, *Ficus*, *Eugenia*, *Piper* y *Thernstroemia*.

Tropical anfipacífico: *Meliosma*, *Saurauia*, *Hedyosmum*, *Turpinia*, *Bocconia*, *Styrax*, *Symplocos*, *Murraya*, *Dicksonia* y *Trigonobalanus*.

América/Africa: *Guarea*, *Lantana*, *Lippia*, *Miconia*, *Hypericum* (Sección leñosa).

De datos palinológicos sabemos que *Hedyosmum* ya estaba presente en el Mioceno (Hoorn, 1994; Wijninga, 1996), pero no llegó a extenderse sino en el Plioceno Medio; *Symplocos* está presente en el Plioceno Medio y *Myrica* en el Plioceno Superior. *Alnus* entra por primera

vez en los Andes durante el Pleistoceno, hace 1'000.000 de años. *Quercus* entra hace unos 300.000 de años y no ha pasado los límites de los Andes colombianos (Van der Hammen, 1974; Andriessen et al, 1993 etc.)

Lo que ocurre cuando un nuevo elemento es introducido, lo podemos ver bien en el caso de *Quercus*. Siendo un gran productor de polen, vemos que después de su inmigración muestra solo muy bajos porcentajes en los análisis de polen, durante decenas de miles de años. Una vez bien establecido en la Cordillera Oriental Colombiana, aumenta rápidamente los porcentajes, formando bosques como dominante y reemplaza agresivamente y en poco tiempo otras comunidades, ayudado quizá por la destrucción local de ecosistemas durante los cambios climáticos glacial-interglacial y mezclándose con ciertas especies de las comunidades reemplazadas.

Es entonces, con base en el análisis fitogeográfico de la flora actual de los Andes, de la historia geológica-tectónica y de los datos palinológicos-paleobotánicos, que nos podemos formar una visión aproximada de la formación de la gran diversidad de la flora andina. Esa visión tendrá que ser completada y corregida por futuras investigaciones palinológicas-paleobotánicas.

### Consecuencias del levantamiento de los Andes y del cambio climático global para la zona baja tropical

El levantamiento sucesivo y final de los Andes, causó la separación progresiva de zonas de vegetación tropical en el oeste, de la gran zona que actualmente llamamos Amazonia s. l., como por ejemplo las selvas del lado pacífico (del Chocó y del Ecuador) y del valle medio del Magdalena.

El clima se volvió también más húmedo por el levantamiento de las cordilleras (como es el caso del Chocó), y se desarrollaron, en relativo aislamiento, unas floras de extraordinaria riqueza con abundantes elementos endémicos.

El efecto sobre la región Amazónica fue dramático. Por un lado se formó una zona de altas precipitaciones en el Oeste de Amazonia, y por otro tuvo que cambiar profundamente el sistema fluvial. En el Mioceno Inferior este sistema en el oeste amazónico era dirigido parcialmente hacia el oeste y noroeste, dirigiéndose hacia el Caribe y posiblemente hacia el Pacífico. En el Mioceno Medio cambia hacia el este y comienza a formarse el actual sistema fluvial Amazónico. En el Mioceno se presentan también, durante ciertos intervalos, niveles muy altos del mar, causando la llegada (por zonas de estuarios) de agua salo-

bre en una gran parte del oeste amazónico. Agua salada a salobre pudo también penetrar en el continente desde el este, del Atlántico. Este hecho causó la extensión local de bosques de manglares en el oeste amazónico (Hoorn 1993, 1994).

La palinoflora del Mioceno inferior hasta Medio del oeste amazónico tiene gran diversidad: el número de tipos de polen encontrados en sedimentos fluviales (valle de inundación) de esta edad en la zona del medio Caquetá es casi el doble del número de tipos en sedimentos holocénicos del valle de inundación actual del río Caquetá. Por un lado puede ser que el impacto negativo de la introducción del agua salobre haya sido considerable, pero por otro lado sabemos que en el Mioceno comenzaban también importantes cambios globales del clima. Se comienza a formar casquete de hielo en el continente Antártico y el mundo comenzó a enfriarse, reduciéndose la zona de vegetación tropical, sus límites latitudinales desplazándose hacia el ecuador. Eso podría tener relación con la aparición y extensión en el norte del continente, de vegetación con abundantes gramíneas y con Compositae (Asteraceae). La presencia de cutículas de gramíneas carbonizadas, parece también confirmar que se trata de extensión local de vegetación de sabanas, es decir ubicación de zonas de clima con menos precipitación y fuerte estacionalidad, cercano a su posición actual. No obstante, hay que anotar que valores relativamente altos de gramíneas se encuentran también asociados con las así llamadas praderas flotantes de las zonas inundables de los ríos tropicales.

El clima global continúa enfriándose durante el Plioceno, hasta que, hace aproximadamente 2.4 millones de años, comienza el Cuaternario.

### El impacto de los cambios climáticos del cuaternario

En el altiplano de Bogotá, a una altitud de 2500 m en la Cordillera Oriental, hay un registro extraordinario de los cambios de vegetación y clima del Cuaternario, en los 600 metros de sedimentos lacustres del antiguo lago de la Sabana de Bogotá. Con base en estos sedimentos recuperados por medio de perforaciones profundas, se han elaborado diagramas de polen, que cubren hasta los últimos 3 millones de años, es decir, el final del Plioceno y todo el Cuaternario (Van der Hammen & González, 1960, 1964; Hooghiemstra, 1984; Hooghiemstra et al., 1993; Hooghiemstra & Sarmiento, 1989; Hooghiemstra & Ran, 1994; Van der Hammen 1995). Los diagramas de polen de este intervalo muestran un fuerte enfriamiento en el tope del Plioceno, y un primer período muy frío al comenzar el

Cuaternario. Luego sigue una gran cantidad de fluctuaciones de tipo glacial-interglacial, con frecuencias de 20.000, 40.000 y 100.000 años que corresponden a las variables astronómicas de Milanchovich. Durante el último millón de años domina la frecuencia de 100.000 años y se presentan unos 10 grandes ciclos interglaciales y glaciales. Durante los interglaciales, las zonas altitudinales de vegetación se encuentran aproximadamente en la posición actual, o ligeramente más altas.

Durante los glaciales el límite altitudinal del bosque se baja hasta unos 1.500 m, bajando de la altitud de 3.500 a aproximadamente 2.000 m y las temperaturas medias anuales pueden haber sido hasta unos 8°C más bajas que hoy en día. Durante el Pleistoceno, podemos observar un gradual enriquecimiento de la flora del bosque andino y la del páramo con elementos inmigrados del Norte o del Sur y especiación.

Estos procesos se favorecieron respectivamente por el gran aumento de superficie del bosque andino y especialmente del páramo durante las glaciaciones, y la reducción y el fraccionamiento del páramo, formando lo que se podrían llamar "refugios", como la situación actual, durante los interglaciales (Van der Hammen & Cleef, 1986).

El resultado de la larga historia de la vegetación del páramo, con temprana adaptación-evolución de taxones en las cimas de los cerros y montañas durante el Mioceno y Plioceno, e inmigración y evolución- adaptación de taxones desde el Sur y desde el Norte durante el Plioceno y Cuaternario, es una flora muy rica en especies endémicas y una composición genérica con casi 50% de origen de las zonas templadas de la tierra, y 50% de origen neotropical (7% endémicas del páramo) (Van der Hammen & Cleef, 1986)

De la última glaciación y el Holoceno en los Andes disponemos de mucha más información (Van Geel & Van der Hammen, 1973; Van der Hammen, 1974; Van der Hammen et al., 1980, 1981; Van der Hammen, 1992, 1995). Durante el Pleniglacial Medio (aproximadamente 60.000-28.000 años A.P.) el clima era frecuentemente muy húmedo y relativamente frío. El límite del bosque se hallaba alrededor de 2600 metros; en la zona de Bosque Andino en la cordillera Oriental abundaba el bosque de *Quercus* y había una amplia zona de bosque alto-andino, con *Polylepis* y *Escallonia*. La zona de páramo era relativamente estrecha y la extensión del hielo máxima. Durante la segunda parte del Pleniglacial Superior (entre aproximadamente 21.000 y 14.000 años A.P.), el clima era muy frío y además seco, el límite del bosque se hallaba alrededor de 2000 m; había una amplia zona de páramo

seco y los hielos ya se habían ya retirado bastante. Localmente en las laderas hacia los valles interandinos, el páramo podía hacer contacto con vegetación seca semi-abierta del piso inferior, así que existían en la región norandina grandes áreas de vegetación abierta o semiabierta, donde abundaba una megafauna de mastodontes, caballos y/o megaterios.

En el curso del Tardiglacial y del Holoceno Temprano, sube el límite del bosque, primero con fluctuaciones, hasta aproximadamente su posición actual, y con un clima parecido al actual.

En las zonas bajas tropicales las temperaturas durante las fases de máxima glaciación eran también más bajas, aunque menos que en la alta montaña. Se puede estimar un descenso de temperatura de entre 2 y 6°C ( $4 \pm 2^\circ\text{C}$ ). Eso quiere decir (y datos de zonas altitudinales intermedias lo confirman; Bakker, 1990), que el gradiente térmico era algo mayor que hoy, lo que puede tener relación con el hecho de que este gradiente es mayor en aire seco. Du-

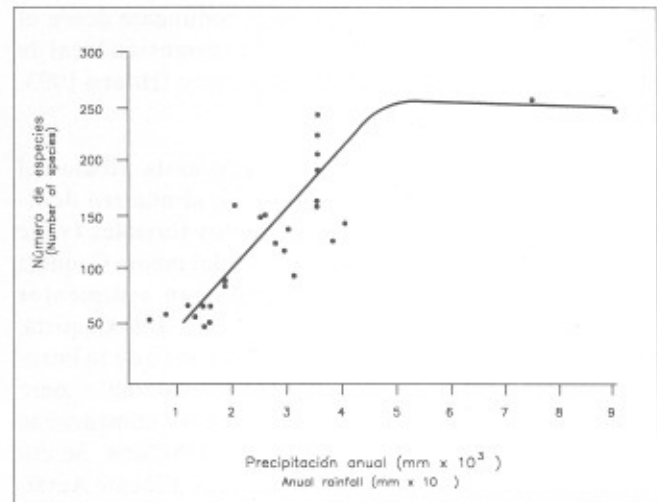


Figura 1. Relación del número de especies de diámetro  $\geq 2,5$  cm en 0.1 ha del bosque bajo tropical, con la precipitación anual. Tomado de Gentry, 1986.

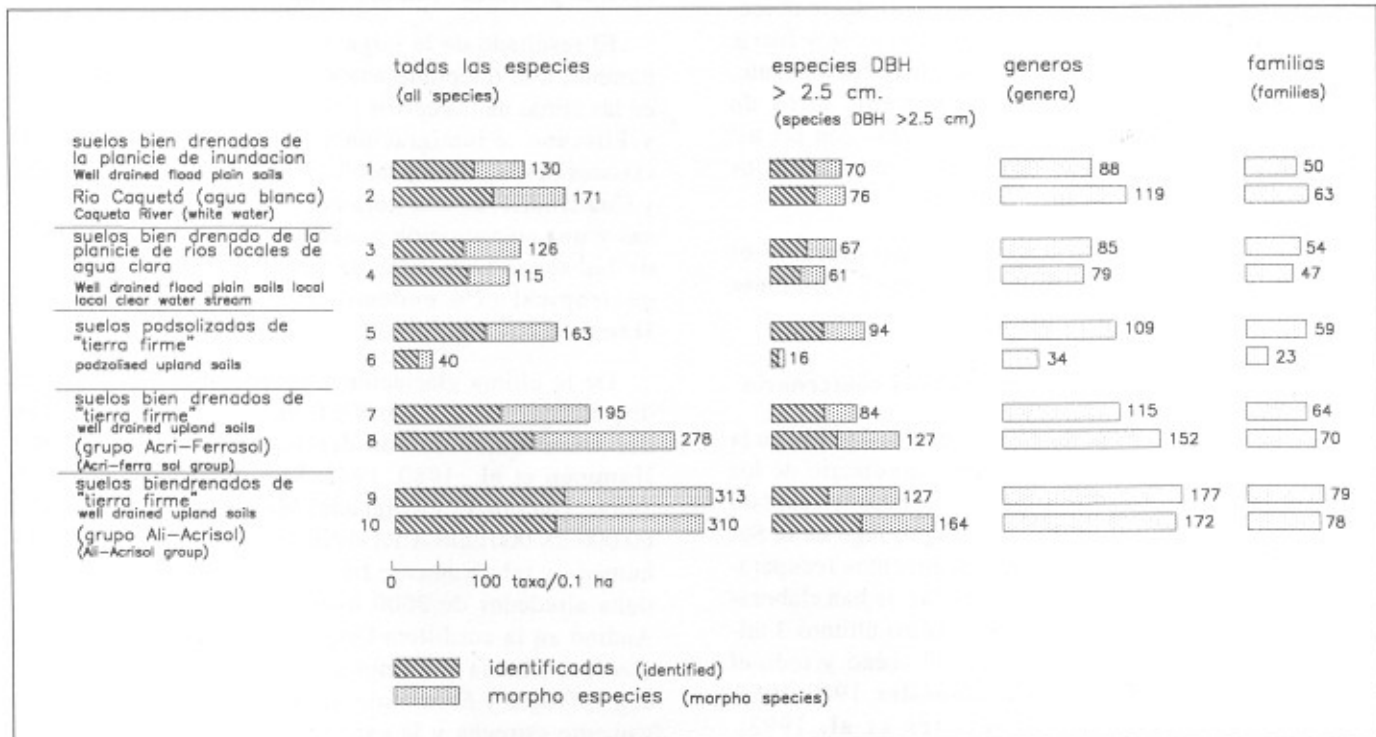
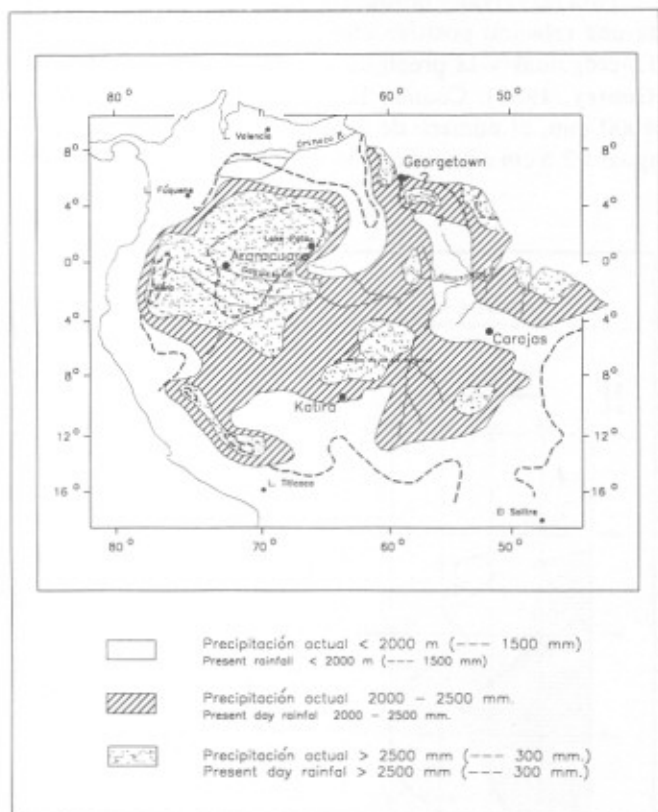


Figura 2. Número de especies en 0.1 ha. en selvas sobre diferentes tipos de suelo en el bajo río Caqueté, Amazonia colombiana. Tomado de Duivenvoorden & Lips, 1995.

rante las fases de máxima glaciación, el clima era también más seco (como en los Andes) en el nivel bajo tropical, por lo menos en buena parte del continente.

De la zona de la costa caribeña de las Guayanas tenemos datos de una larga secuencia del Cuaternario, que muestra la extensión de sabanas, cuando se presentan niveles bajos del mar durante los glaciales (Van der Hammen, 1963; Wijmstra, 1971). Del sur tenemos datos de clima más seco de Brasil Central (sitio El Salitre; Ledru, 1992). Los datos sobre el clima y la vegetación de la Amazonia durante la última época glacial, son resumidos e interpretados en Van der Hammen & Absy, 1994,



**Figura 3.** Precipitación actual en el norte de Sur América (zona Andina excluida). La densidad de especies vegetales es mayor en las áreas de mayor precipitación, menor en la de menor precipitación (ver Fig. 1). La zona de precipitación <2000 mm correspondería a Sabana, con bosque seco o cerrado, si la precipitación se redujera en 500 mm. Las áreas con precipitación >2500 mm serían "refugios" de selva húmeda aunque se redujera la precipitación entre 500 y 1000 mm. Tomado de Van der Hammen & Absy, 1994 (adaptado).

Hooghiemstra & Van der Hammen, 1998 y Van der Hammen & Hooghiemstra, 1999.

Datos de todo el norte del Continente alrededor de la Amazonia indican un clima más seco durante el Pleniglacial Superior. En las Guayanas, en Carajas (Este de Brasil) y en Katira (Rondonia, Brasil), datos palinológicos y fechas de radiocarbono, demuestran la extensión de vegetación de sabana a costo de la selva durante el máximo del último glacial (Pleniglacial Superior) y en Carajas además alrededor de 40000 y  $\geq 60000$  años A.P. Esa situación se puede alcanzar cuando las precipitaciones bajan entre 25 y 40% (entre 500 y 1000 mm). Si este es el caso, es probable que se haya mantenido la selva húmeda en buena parte del occidente andino y en varios "refugios" en el centro y el este de la Amazonia. El impacto de los



**Figura 4.** Número de géneros de fanerógamas, por área mínima de comunidad vegetal zonal, en relación con la altitud, en las vertientes occidental y oriental de la cordillera Oriental colombiana. Los datos de la parte más baja son de vegetación de tipo sabana. Datos del proyecto Ecoandes (Sección Sumapaz).

cambios climáticos de precipitación y temperatura en las zonas bajas tropicales debe haber sido bastante fuerte y bien puede haber conducido a extinciones (sin excluir la posibilidad de especiación en aislamiento en los "refugios"). La reducción de la diversidad vegetal desde el Mioceno que mencionamos antes, podría entonces ser causada por el enfriamiento general de la tierra desde entonces y por el gran impacto de los cambios climáticos del Cuaternario.

Durante los últimos 10.000 años (el Holoceno) se han presentado cambios y fluctuaciones de precipitación y temperatura, que son menos impactantes que los de los glacia-

les e interglaciales, pero que alcanzan a influir en la vegetación. Un ejemplo son los cambios de precipitación que influyen considerablemente en las inundaciones de los valles de los grandes ríos (Magdalena, Amazonas y afluentes) (Van der Hammen & Cleef, 1992). Análisis de series de tiempo de los datos disponibles, muestran posibles periodicidades en estos fenómenos, en el orden de decenas, centenares y miles de años. Ese tipo de cambios se presenta hoy día en forma cíclica  $\pm$  cada 10 años, en el fenómeno del Niño (variaciones de precipitación anual en el orden del 50%), y es posible que las fluctuaciones de precipitación del pasado que acabamos de mencionar sean una especie de macrofenómeno del Niño.

### Aspectos de ecología de la diversidad vegetal

Para las selvas y bosques de la zona baja tropical, existe una relación positiva entre el número de especies de fanerógamas y la precipitación de las lluvias (figura 1; Gentry, 1986). Cuando la precipitación sube de 500 a 4000 mm, el número de especies con diámetro mayor o igual a 2.5 cm aumenta de 50 hasta aprox. 250. El número

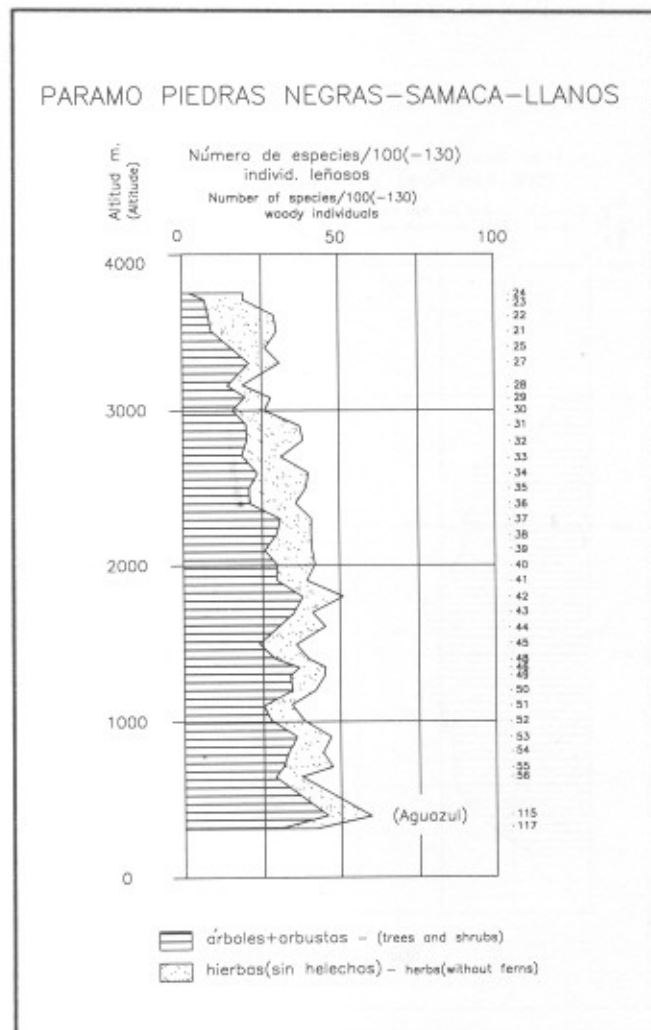


Figura 5. Número de especies de árboles, arbustos y hierbas (helechos excluidos) en vegetación zonal (área mínima), en relación con la altitud en el flanco oriental de la cordillera Oriental. Datos inéditos del autor.

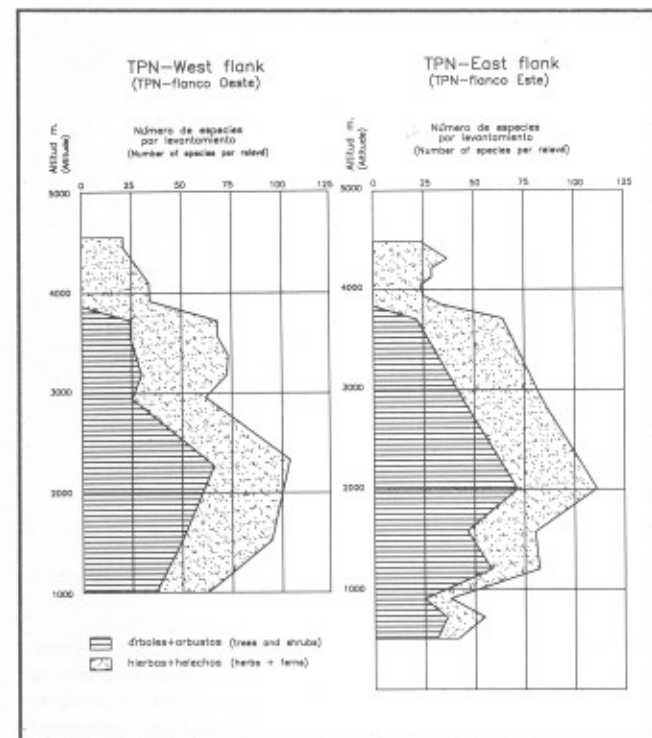


Figura 6. Número de especies de árboles, arbustos y hierbas en vegetación zonal (área mínima), con relación a la altitud en los flancos occidental y oriental de la Cordillera Central colombiana. Datos del proyecto Ecoandes, Sección Parque Los Nevados.

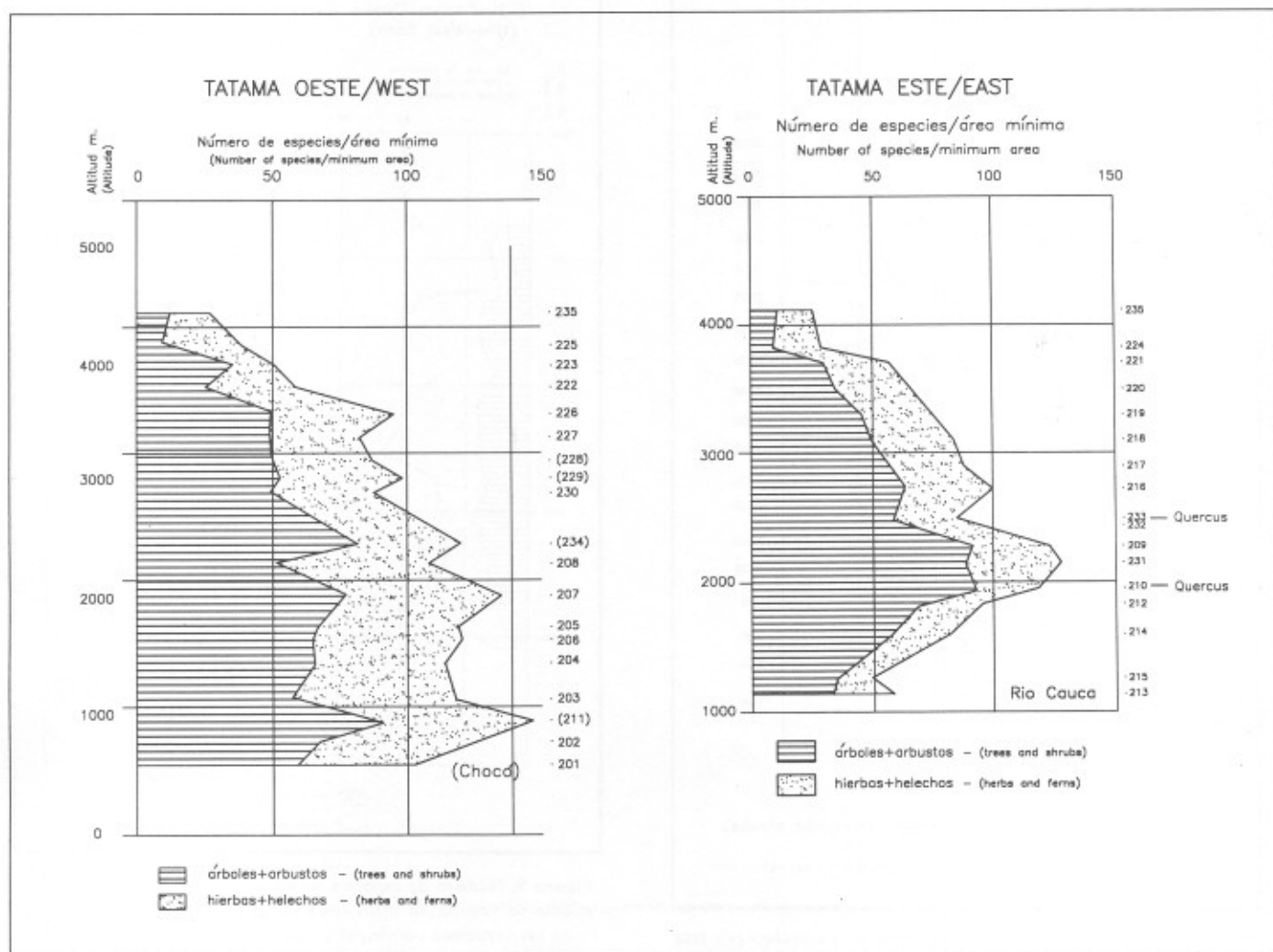


total de especies por 0.1 ha. en "terra firme" de la amazonia occidental llega a aprox. 300 hasta 350, mientras que en la planicie inundable ésta llega hasta aprox. 150 (figura 2; **Duivenvoorden & Lips, 1995; Urrego, 1996**). Esta figura ilustra claramente la relación del número de especies por área y factores de suelo. En suelos podsolizados de tierra firme el número de especies por 0.1 ha puede ser tan bajo como 40, solo una octava parte del número máximo de especies en tierra firme en las mismas condiciones climáticas.

En cuanto a la relación de pluviosidad y número de especies en la Amazonia, un mapa de lluvias (figura 3), podría también ser un mapa de densidad de especies y de "refugios" para ciertas especies, y de "refugios" pleistocénicos en caso de una reducción general de la pluviosidad

como en ciertos intervalos del Pleistoceno (**Van der Hammen & Absy, 1994; Hooghiemstra & Van der Hammen, 1998; Van der Hammen & Hooghiemstra, 2000**).

En los Andes (**Van der Hammen & Ruiz, 1984; Van der Hammen & Dos Santos, en prensa; Rangel, 1995**) existe una relación entre el número de especies por área mínima (el área que abarca la mayoría de las especies de la comunidad) y la altitud (o temperatura media anual), claramente visible en las figuras 5 y 7, lados exteriores oriental de la cordillera Oriental y occidental de la cordillera Occidental, con alta pluviosidad desde la base; la diversidad disminuye desde la base hasta arriba. En las vertientes interiores de las tres cordilleras del norte andino, hacia los valles interandinos relativamente secos, el pa-



**Figura 7.** Número de especies de árboles y hierbas en vegetación zonal (área mínima), en relación con la altitud, en los flancos occidental y oriental de la Cordillera Occidental colombiana. Datos del proyecto Ecoandes, Sección Tatamá.

trón es algo diferente (figuras 4, 6, 7 y 8) con valores máximos entre 1500 y 2500 m de altitud (entre 75 y 100 especies) y valores mínimos en la base y la parte más alta (valores alrededor de 25 especies o menos). En estos casos la distribución altitudinal de la diversidad debe ser el

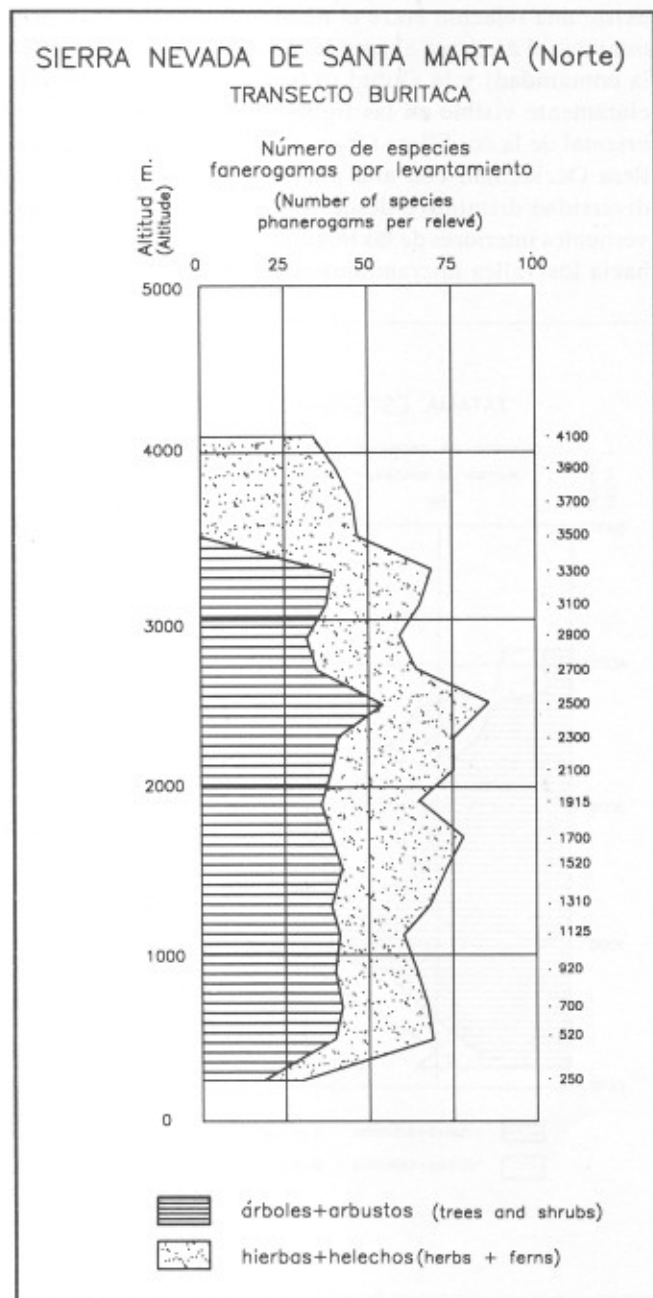


Figura 8. Número de árboles, arbustos, hierbas y helechos por área mínima de vegetación zonal en relación con la altitud, vertiente norte de la Sierra Nevada de Santa Marta. Datos del proyecto Ecoandes, Sección Buritacá (Van der Hammen & Ruiz, 1984).

resultado de la relación positiva con dos factores climáticos: la precipitación y la temperatura. El patrón altitudinal del número de especies de musgos y hepáticas por levantamiento de vegetación es algo diferente pero similar. Para las dos vertientes de la cordillera Central hacia los valles interandinos hay un máximo de número de especies (hasta más de 50) entre aprox. 2000 y 3800 m, y mínimos en la parte alta y baja (figura 9). En este caso de los musgos y especialmente las hepáticas, la relación es en primer lugar con la humedad relativa del aire (relación positiva), probablemente combinada con alta pluviosidad. Importante parece ser en primer lugar la constancia de una humedad atmosférica alta.

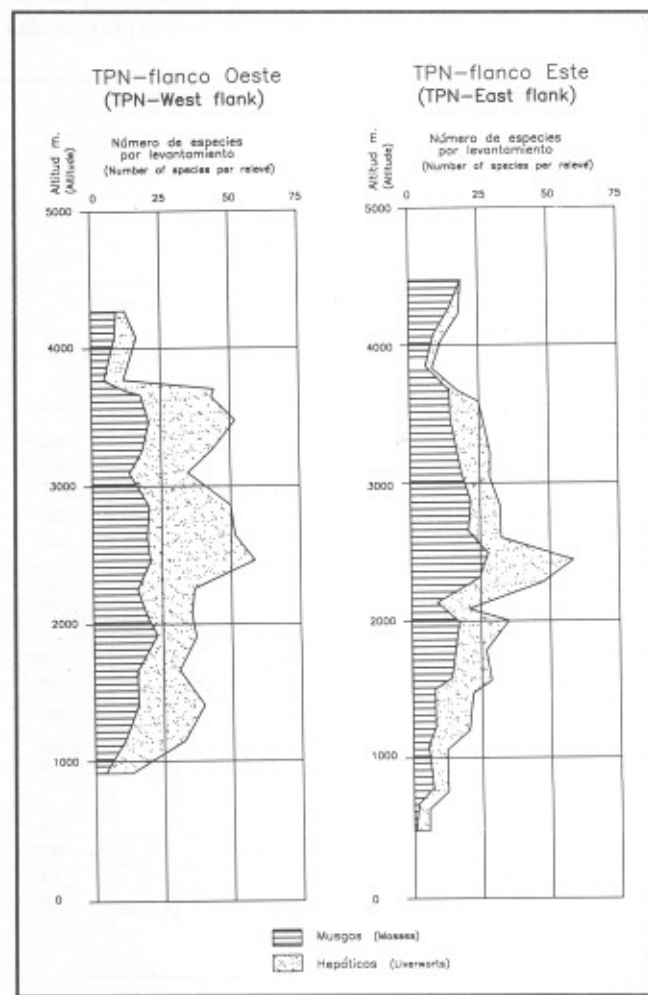


Figura 9. Número de especies de musgos y hepáticas por levantamiento de vegetación zonal (área mínima) en relación a la altitud, en las vertientes occidental y oriental de la Cordillera Central colombiana. Datos del proyecto Ecoandes, Sección Parque Los Nevados (según Van Reenen, en Van der Hammen & Dos Santos, 1995).

Otro aspecto de la diversidad vegetal es la diversidad de comunidades, que es relativamente alta arriba del límite del bosque, gracias a la diversidad de suelos, las condiciones del nivel freático y de la luz, resultando en un número considerable de especies en la zona del páramo.

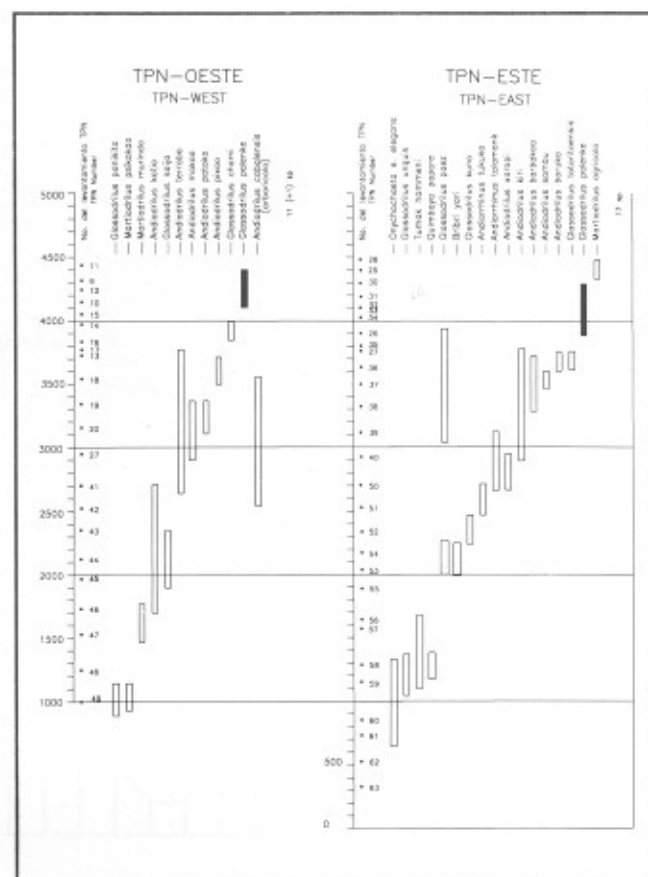
**Rangel** (1995 a&b), calcula valores aproximados probables del número total de especies en ciertas grandes regiones de Colombia. Para la Amazonia colombiana llegó a una cifra de 11000 especies, para el Pacífico de 9000 y para la zona Andina de 8000. Para la zona Atlántica llegó a una cifra de 3500 y para la Orinoquia de 3500. Estas últimas cifras parecen confirmar el hecho de un número menor de especies en áreas relativamente secas.

### Aspectos de endemismo

El endemismo tiene relación con aspectos históricos y con el relativo aislamiento físico –geográfico y/o medio-ambiental (clima - suelo). En el caso de la Amazonia se ha indicado la relación del endemismo con posibles refugios pleistocénicos de selva húmeda (separados por vegetación de sabana). A esta posibilidad hay que añadir las diferencias de precipitación anual actual cuyos límites podrían corresponder en buena parte con los posibles refugios (**Van der Hammen & Absy**, 1994). Estas diferencias, que tienen relación con el número de especies, podrían también incluir barreras actuales. Al lado de estas barreras climáticas también podrían jugar un papel importante las diferencias de tipos de suelos. En el caso de la flora de los tepuyes y otras mesetas de arenisca con un endemismo alto, juega sin duda un papel importante el aislamiento geográfico y pedológico, junto con el factor histórico, como también en el caso de las floras del Magdalena Medio y del Chocó colombiano y Pacífico ecuatoriano, separadas de la Amazonia por el levantamiento de los Andes.

En la región andina el factor de aislamiento geográfico y climático juega un papel importante. Este hecho es especialmente evidente en el caso de los páramos, que forman "islas" separadas en las áreas altas arriba del límite del bosque. Son como refugios interglaciales actuales, ya que muchos se juntaron durante épocas glaciales cuando el límite del bosque se hallaba mucho más bajo, especialmente en la cordillera Oriental colombiana. Un ejemplo de especiación en aislamiento nos lo dan los géneros *Espeletia* y *Diplostephium* (**Cuatrecasas**, 1986). Tienen respectivamente 6 y 5 especies endémicas en el macizo de los Páramos Almorzadero-Romeral, 2 y 0 en el Nevado del Cocuy, 11 y 10 en el macizo Bogotá-Sumapaz, 1 y 9 en los páramos de Puracé, etc.

El aislamiento geográfico entre las cordilleras Oriental y Central del norte andino, separadas por el valle tropical del Magdalena, pero en parte conectadas con la cordillera ecuatoriana, ha llegado a diferencias florísticas considerables. La cordillera Oriental tiene 38 especies de *Espeletia*, y 17 de *Espeletiopsis*, todas endémicas, 18 de *Puya* (15 endémicas), y 31 de *Diplostephium* (25 endémicas), mientras que para la cordillera Central estos valores son respectivamente 4(3), 5(2) y 17(9). En la cordillera Oriental colombiana hay además un número considerable de géneros, que no se encuentran en la Central. En todo esto, al lado del aislamiento de las cordilleras, deben haber jugado un papel la continuidad de la zona del páramo en la cordillera Central (pocas "islas") y el volcanismo activo (**Salamanca**, 1991; **Van der Hammen et al.**, 1994; **Van der Hammen**, 1998).



**Figura 10.** Distribución vertical de especies de lombrices en las vertientes occidental y oriental de la Cordillera Central colombiana, Sección Parque Los Nevados. Las dos vertientes no tienen ninguna especie en común (exceptuando una en el páramo). Datos del Proyecto Ecoandes; de **Righi & Van der Hammen**, 1995.

Existen también especies endémicas en las zonas de Bosque Andino y Subandino de las cordilleras y macizos relativamente aislados, (las tres cordilleras norandinas, el macizo de Santa Marta), como también en las dos vertientes de cada cordillera, en caso de aislamiento relativo (como es el caso en buena parte de la cordillera Central) por una zona continua de páramos. Un ejemplo impresionante nos lo da la distribución de las lombrices (Fig. 10); las dos vertientes muestran una clara distribución zonal vertical pero, fuera de una en el páramo, no tienen ninguna especie en común (Righi & Van der Hammen, 1995).

### Conclusiones

Los actuales patrones de densidad de especies y de biodiversidad en general, y en especial de la diversidad

vegetal, son el resultado de una larga historia geológica y climática, de evolución-especiación, de migración y de extinción, y también de los actuales patrones climáticos. La separación y aislamiento de los continentes y el levantamiento de las cordilleras son los aspectos históricos de mayor importancia, siendo la causa respectivamente del desarrollo de una flora tropical de gran riqueza en el norte de Sudamérica, con centro en Amazonia, y una flora tropical montana igualmente rica en especies en la zona andina. Juntas forman la flora neotropical, con una diversidad de especies muy grande, mucho mayor que la de Africa o SE de Asia. Se ha desarrollado un endemismo considerable en partes aisladas por barreras, en los Andes, pero también en los Tepuyes y en la propia Amazonia.

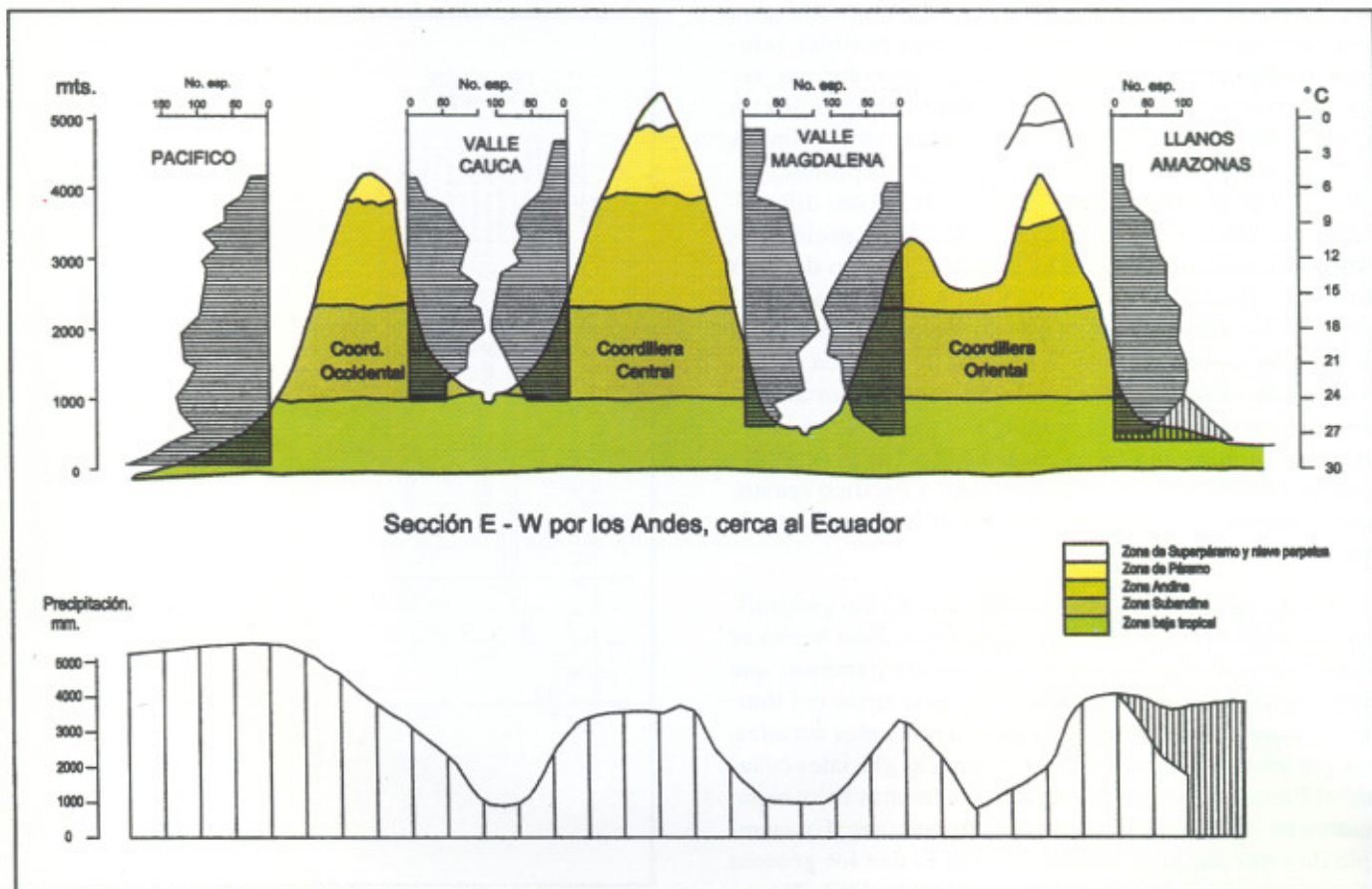


Figura 11. Sección esquemática Oeste-Este por las tres cordilleras de los Andes colombianos, con representación esquemática del número de especies por área mínima en las vertientes occidental y oriental de cada una según las figuras 4-8. Abajo: curva esquemática de la precipitación en la sección. La parte con rayas verticales a la derecha (arriba y abajo) representa respectivamente el número de especies y la precipitación en la parte sur (selva húmeda).

El impacto de los cambios climáticos del Terciario Superior y especialmente del Cuaternario, fue considerable; por un lado pueden haber estimulado la especiación y la inmigración, y por otro lado podrían haber causado una extinción considerable en la zona baja tropical, ya que parece que la diversidad de especies en los valles de inundación y sedimentación de los ríos puede haber sido mayor en el Mioceno que en el Holoceno.

En cuanto a la densidad de especies (número por área mínima), sabemos que existen relaciones positivas con la precipitación, con la temperatura (relacionada con la altitud) y con la humedad relativa del aire. Además, puede existir una relación positiva con la fertilidad y estructura favorable de los suelos y una relación con el nivel y la dinámica del agua en el suelo.

En la zona andina, hay una combinación de factores dominantes de precipitación y temperatura, que lleva al patrón que esquemáticamente es presentado en la Fig. 11:

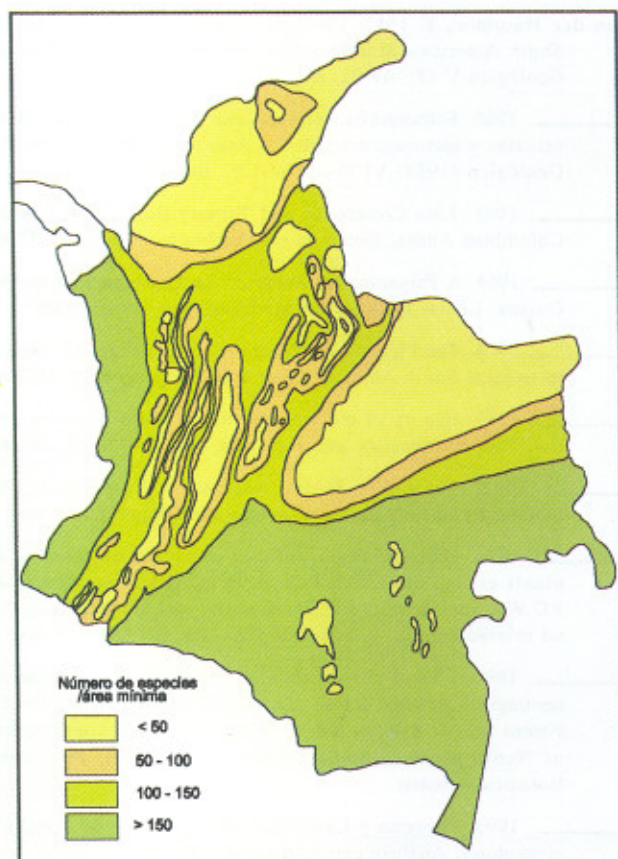


Figura 12. Ensayo de un mapa esquemático del número de especies de plantas (fanerógamas) por área mínima de vegetación zonal para Colombia.

en las vertientes exteriores húmedas domina el factor temperatura, en las vertientes interiores con sequía en la parte baja, la distribución vertical de la densidad de especies es el resultado de la combinación de los factores temperatura y precipitación.

Los datos sobre estos tipos de relaciones con factores climáticos, permiten un primer ensayo esquemático de un mapa de densidad de especies (o número de especies por área mínima) de comunidades zonales (Fig. 12).

Una vez mejorado, con base en datos más precisos y más abundantes, este tipo de mapas puede ayudar a entender mejor los patrones de diversidad y sus causas, y podría ser uno de los instrumentos para planear su conservación.

## Referencias

- Andriessen, P.A.M., K.F. Helmens, H. Hooghiemstra, P.A. Riezebos & T. Van der Hammen. 1993. Absolute chronology of the Pliocene-Quaternary Sediment sequence of the Bogotá area, Colombia. *Quaternary Science Reviews* 12: 483-501.
- Bakker, J. 1990. Tectonic and climatic controls on the Late Quaternary sedimentary processes in a neotectonic intramontane basin. Thesis Ph. D. Univ. de Wageningen. También en: *El Cuaternario de Colombia*, 16: 169pp Hugo de Vries Lab., Amsterdam.
- Cuatrecasas, J., 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae in the Andes. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), "High Altitude Tropical Biogeography", p. 267-303 Oxford Univ. Press.
- Cuatrecasas, J. 1986. Speciation and radiation of the Espeletiinae, in the Andes. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), "High Altitude Tropical Biogeography", p. 267 - 303. Oxford University Press.
- Duivenvoorden, J. & J.M. Lips. 1995. A land-ecological study of soils, vegetation and plant diversity in Colombian Amazonia. Tropenbos Series 12. The Tropenbos Foundation, Wageningen.
- Gentry, A.H. 1982. Neotropical floristic diversity: phylogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *An. Missouri Bot. Garden*, 69: 557-593.
- \_\_\_\_\_. 1986. Species richness and floristic composition of Choco region plant communities. *Caldasia* 15: 71-91.
- Germeraad, J.H., C.A. Hopping & J. Muller, 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Review of Paleobotany and Palynology*, 6:189-348.
- Gonzalez Guzmán, E., 1967. A palynological study of the Los Cuervos and Mirador Formations (lower and middle Eocene); Tibú area, Colombia. Brill, Leiden.
- Helmens, K.F., 1990. Neogene-Quaternary Geology of the high plain of Bogotá, Eastern Cordillera, Colombia. *Dissertationes Botanicae* 163: 202 pp. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart. También en: *El Cuaternario de Colombia* 17, Hugo de Vries Lab., Amsterdam.

- Hergreen, C.F.W.**, 1975. Palynology of Middle and Upper Cretaceous strata in Brazil. *Meded. Rijks Geologische Dienst, N.S.* 26(3): 39-91.
- Hooghiemstra, H.**, 1984. Vegetational and climatic history of the High Plain of Bogota, Colombia. *Dissertationes Botanicae* 79: 368 pp. (J. Cramer, Vaduz). También en: *El Cuaternario de Colombia* 10. (Hugo de Vries Lab., Amsterdam).
- \_\_\_\_\_. & **E.T.H. Ran.** 1994. Late Pliocene-Pleistocene High resolution pollen sequence of Colombia: an overview of climatic change. *Quaternary International* 21: 63-80.
- \_\_\_\_\_. & **G. Sarmiento.** 1989. New long continental pollen record from a tropical intermontane basin: A Pliocene and Pleistocene history from a 540 m core. *Episodes* 14: 107-115.
- \_\_\_\_\_. & **T. van der Hammen.** 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rainforest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews* 44:147-183.
- \_\_\_\_\_. **J.L. Melice, A. Berger & N. J. Shackleton,** 1993. Frequency spectra and paleoclimatic variability of the high resolution 30-1450 Ka Funza pollen record (Eastern Cordillera, Colombia). *Quaternary Science Reviews* 12:12 141-156.
- Hoorn, C.** 1993. Marine incursions and the influence of Andean Tectonics on the Miocene depositional History of northwestern Amazonia; results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology* 105: 267-309.
- \_\_\_\_\_. 1994. Miocene palynostratigraphy and paleoenvironments of northeastern Amazonia. PhD thesis, Univer. de Amsterdam, 156 pp. (publicado).
- Ledru, P.M.** 1992. Modifications de la végétation du Brésil Central entre la dernière époque glaciaire et l'époque interglaciaire actuel. *C.R. Acad. Sc. Paris, Ser II*, 314: 117-123.
- Leidelmeyer, P.** 1966. The Paleocene and Lower Eocene pollen flora of British Guyana *Leidse Geologische Mededelingen* 38: 49-78.
- Lorente, M.A.** 1986 Palynology and palynofacies of the Upper Tertiary in Venezuela. PhD Thesis, Univer. Amsterdam. *Dissertationes Botanicae* 99. 222 pp. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- Muller, J., E. de Diacomo & A. W. Van Erve.** 1987. A palynological zonation for the Cretaceous, Tertiary and Quaternary of Northern South America. *American Association of stratigraphic palynologists, A.A.S.P. Contributions series* 19: 76 pp.
- Rangel, J.O.** 1995a. Diversidad y frecuencia de las familias, géneros y especies de plantas vasculares en el transecto Parque Los Nevados. En: *Estudios de ecosistemas tropandinos* 4: 419-430. J. Cramer. (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- \_\_\_\_\_. 1995b. Colombia, diversidad biótica. 442pp, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.
- Regalí, M.S., N. Uesegui & Santos, A.** 1974. Palinología dos sedimentos, meso-cenozoicos do Brasil. *Boletim técnico da Petrobras* 17(3):177-171 y 17(4): 263-301.
- Righi, G. & T. Van der Hammen.** 1994. Distribución de especies de lombrices en las dos vertientes de la Cordillera Central (Transecto Parque los Nevados, Colombia). En: *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 4: 475-483. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- Salamanca, S.** 1991. The vegetation of the paramos and its dynamics in the volcanic massif Ruiz-Tolima (Cordillera Central, Colombia) (Ph.D. Thesis, Universidad de Amsterdam, 122 pp). También en: *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 5. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- Sarmiento Pérez, G.** 1993. Estratigrafía, Palinología y Paleocología de la Formación Guaduas (Maastrichtiano Paleoceno: Colombia). Tesis Universidad Amsterdam, e INGEOMINAS-Bogotá.
- Taylor, D.W.**, 1991. Paleobiogeographic relationships of Andean Angiosperms of Cretaceous to Pliocene age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 88: 69-84.
- \_\_\_\_\_. 1995. Cretaceous to Tertiary geologic and angiosperm paleobiogeographic history of the Andes. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds). "Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests", p. 3-9. New York Botanical Garden.
- Urrego, L.E.** 1996. Los bosques inundables del Medio Caquetá (Amazonia Colombiana); caracterización y sucesión. *Estudios en la Amazonia Colombiana. Tropenbos Colombia, Bogotá.*
- Van der Hammen, T.** 1957. Climatic periodicity and evolution of South American Maestrichtian and Tertiary floras. *Boletín Geológico* V (2): 49-91. Bogotá.
- \_\_\_\_\_. 1960. Estratigrafía del Terciario y Maastrichtiano continentales y tectonogénesis de los Andes colombianos. *Boletín Geológico* (1958) VI (1-3): 67-125. Bogotá.
- \_\_\_\_\_. 1961. Late Cretaceous and Tertiary Stratigraphy of the Colombian Andes. *Geologie en Mijnbouw* 40 (5): 181-188.
- \_\_\_\_\_. 1963. A Palynological Study of the Quaternary of British Guiana. *Leidse Geologische Mededelingen*, 29:125-180.
- \_\_\_\_\_. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1:3-26.
- \_\_\_\_\_. 1989. History of the montane forest of the Northern Andes. *Plant systematics and evolution*, 62: 109-114. Springer.
- \_\_\_\_\_. 1992. Historia, ecología y vegetación. Corporación Colombiana para la Amazonia, Aracacura (Bogotá). 411 pp.
- \_\_\_\_\_. 1994. Global change, shifting ranges and biodiversity in plants ecosystems. En: O.T. Solbrig, H.M. van Endem & P.G.W.J. van Oordt (eds). "Biodiversity and Global change" 2nd revised edition; p. 161-168. CAB International - TUBS.
- \_\_\_\_\_. 1995. Global change, biodiversity and conservation of neotropical montane forests. En: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J.L. Luteyn (eds.), "Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests" p. 603-608. New York Botanical Garden.
- \_\_\_\_\_. 1995. Plioceno y Cuaternario del Altiplano de Bogotá y alrededores. *Análisis geográficos* 24: 142 pp. y 2 mapas. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá.
- \_\_\_\_\_. 1998. Páramos. En: M.E. Chávez & N. Arango (eds). "Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad Colom-

- bia 1997". Tomo I Diversidad Biológica, p. 10-37 & 186-205. Instituto Alexander Von Humboldt, Bogotá.
- \_\_\_\_\_. & **M. L. Absy**. 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 247-261.
- \_\_\_\_\_. & **D. Burger**. 1966. Pollen flora and age of the Takutu Formation (Guayana). *Leidse Geol. Meded.* 38: 173-180.
- \_\_\_\_\_. & **A. M. Cleef**. 1983. Trigonobalanus and the tropical amphipacific elements in the North Andean forest. *Journal of Biogeography* 10: 437-440.
- \_\_\_\_\_. & \_\_\_\_\_. 1986. Development of the high Andean Paramo flora and vegetation. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.). *High altitude tropical biogeography* (Oxford University Press): 153-201.
- \_\_\_\_\_. & \_\_\_\_\_. 1992. Holocene changes of rainfall and river discharge in northern South America and the El Niño phenomenon. *Erdkunde* 46:252-256.
- \_\_\_\_\_. & **A.G. Dos Santos**, en prensa. La Cordillera Central Colombiana, Transecto Parque Los Nevados (cuarta parte y conclusiones). *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 5. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- \_\_\_\_\_. & **C. García Mutis**. 1965. The Paleocene pollen flora of Colombia. *Leidse Geol. Meded.* (1966) 35: 105-116.
- \_\_\_\_\_. & **E. González**. 1960. Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the Sabana de Bogotá (Colombia, South America) *Leidse Geol. Meded.* 25: 261-315.
- \_\_\_\_\_. & \_\_\_\_\_. 1964. A. pollen diagram from the Quaternary of the Sabana de Bogotá (Colombia) and its significance for the geology of the Northern Andes. *Geologie en Mijnbouw* 43 (3): 113-117.
- \_\_\_\_\_. & **H. Hooghiemstra**. 2000 Neogene and Quaternary history of vegetation, climate and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews* 19:725-742.
- \_\_\_\_\_. & **P.M. Ruiz** (eds). 1984. La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), Transecto Buriticá. La Cumbre. *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 2:603 pp. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- \_\_\_\_\_. & **T.A. Wijmstra**, 1964. A palynological study on the Tertiary and Upper Cretaceous of British Guiana. *Leidse Geol. Meded.* 30: 183-241.
- \_\_\_\_\_. **J. Barends, H. de Jong & A.A. de Veer**, 1980/81. Glacial sequence and environmental history in the Sierra Nevada del Cocuy (Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 32: 247-340. También en: *El Cuaternario de Colombia*, 8. (T. Van der Hammen, editor; Amsterdam).
- \_\_\_\_\_. **A. M. Cleef & G.W. Noldus**. 1994. A palynological record of the Rosarito stratigraphical sequence of soils and tephra (Cordillera Central, Colombia): vegetational history of the last 35,000 years. En *Estudios de Ecosistemas Tropandinos* 4: 431-439. J. Cramer (Borntraeger), Berlin-Stuttgart.
- \_\_\_\_\_. **J. H. Werner & H. van Dommelen**, 1973. Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 16:1-122.
- Van der Wiel, A.M.** 1991. Uplift and volcanism of the SE Colombian Andes in relation to Neogene Sedimentation in the Upper Magdalena Valley. Tesis Universidad de Wageningen. También en: *el Cuaternario de Colombia* 18 (208pp) (Amsterdam; T. Van der Hammen, editor).
- Van Geel, B & T. Van der Hammen**. 1973. Upper Quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern-Cordillera, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 14: 9-92. También en: *el Cuaternario de Colombia* 2 (Amsterdam).
- Wijmstra, T.A.** 1971. The Palynology of the Guiana Coastal Basin. Tesis Universidad de Amsterdam, 62 pp.
- Wijninga, V.M.** 1996. Paleobotany and Palynology of Neogene Sediments from the high plain of Bogotá (Colombia). Evolution of the Andean flora from a paleoecological perspective. Ph.D. Thesis. Univ. Amsterdam. También en: *El Cuaternario de Colombia*, vol. 21; (Lab. Hugo de Vries, Amsterdam).